

SÉRIE A, n° 1754.

N° D'ORDRE :

2620.

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

PIERRE REY

1^{re} Thèse : Recherches expérimentales sur l'économie de l'eau chez les Batraciens.

2^e Thèse : Propositions données par la Faculté.

Soutenues le

1937 devant la Commission d'Examen.

24 NOV 1937

Président : MM. M. ROBERT LÉVY.

Examineurs : {

~~R.~~ PRENANT.

~~H.~~ MILLOT.

LONS-LE-SAUNIER

IMPRIMERIE ET LITHOGRAPHIE MAURICE DECLUME

—
1937

SÉRIE A, n° 1754.

N° D'ORDRE :

2620.

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

PIERRE REY

1^{re} Thèse : **Recherches expérimentales sur l'économie de l'eau chez les Batraciens.**

2^e Thèse : **Propositions données par la Faculté.**

Soutenues le 1937 devant la Commission d'Examen.

Président : MM. ~~M.~~ ROBERT LÉVY.

Examineurs : { ~~R.~~ PRENANT.
~~H.~~ MILLOT.

LONS-LE-SAUNIER

IMPRIMERIE ET LITHOGRAPHIE MAURICE DECLUME

—
1937

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire..... M. MOLLIARD.

Doyen..... C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du Globe.

<i>Professeurs honoraires.</i>	H. LEBESGUE.	BLAISE.	G. BERTRAND.
	A. FERNBACH.	DANGEARD.	ABRAHAM.
	EMILE PICARD.	LESPIE U.	Ch. FABRY.
	Léon BRILLOUIN.	MARCHIS.	Léon B. RTRAND.
	GUILLET.	VESSIOT.	WINTREBERT.
	PÉCHARD.	PORTIER.	DUBOSCQ.
	FREUNDLER.	MOLLIARD.	BOHN.
	AUGER.	LAPICQUE.	

PROFESSEURS

M. CAULLERY.....	T Zoologie (Evolution des êtres organisés).	E. ESCLANGON.....	T Astronomie.
G. URBAIN.....	T Chimie générale.	M ^{me} RAMART-LUCAS.	T Chimie organique.
Emile BOREL.....	T Calcul des probabilités et Physique mathém.	H. BÉGHIN.....	T Mécanique physique et expérimentale
Jean PERRIN.....	T Chimie physique.	FOCH.....	Mécanique expérimentale des fluides.
E. CARTAN.....	T Géométrie supérieure.	PAUTHENIER.....	Physique (P.C.B.).
A. COTTON.....	T Recherches physiques.	DE BROGLIE.....	T Théories physiques.
J. DRACH.....	T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	CHRÉTIEN.....	Optique appliquée.
Charles PÉREZ.....	T Zoologie.	P. JOB.....	Chimie générale.
E. RABAUD.....	T Biologie expérimentale	LABROUSTE.....	Physique du Globe.
M. GUICHARD.....	Chimie minérale.	PRENANT.....	T Anatomie et Histologie comparées.
Paul MONTEL.....	T Théorie des fonctions et Théorie des transformations.	VILLEY.....	Mécanique physique et expérimentale.
L. BLARINGHEM ..	T Botanique.	COMBES.....	T Physiologie végétale.
G. JULIA.....	T Mécanique analytique et Mécanique céleste.	GARNIER.....	T Mathématiques générales.
C. MAUGUIN.....	T Minéralogie.	PÉRÈS.....	Mécanique théorique des fluides.
A. MICHEL-LÉVY ..	T Pétrographie.	HACKSPILL.....	Chimie (P.C.B.).
H. BÉNARD.....	T Mécanique expérimentale des fluides.	LAUGIER.....	T Physiologie générale.
A. DENJOY.....	T Application de l'analyse à la Géométrie.	TOUSSAINT.....	Technique Aéronautique.
L. LUTAUD.....	T Géographie physique et géologie dynamique.	M. CURIE.....	Physique (P.C.B.).
Eugène BLOCH.....	T Physique.	G. RIBAUD.....	T Hautes températures.
G. BRUHAT.....	Physique.	CHAZY.....	T Mécanique rationnelle.
E. DARMOIS.....	T Enseignement de Physique.	GAULT.....	Chimie (P.C.B.).
A. DEBIERNE.....	T Physique Générale et Radioactivité.	CROZE.....	Recherches Physiques.
A. DUFOUR.....	T Physique (P.C.B.).	DUPONT.....	T Théories chimiques.
L. DUNOYER.....	Optique appliquée.	LANQUINE.....	T Géologie structurale et géologie appliquée.
A. GUILLIERMOND.	T Botanique.	VALIRON.....	Mathématiques générales.
M. JAVILLIER.....	T Chimie biologique.	BARRABÉ.....	Géologie structurale et géologie appliquée.
L. JOLEAUD.....	Paléontologie.	MILLOT.....	Zoologie (P.C.B.)
ROBERT LÉVY.....	T Physiologie comparée.	F. PERRIN.....	Théories physiques.
F. PICARD.....	Zoologie (Evolution des êtres organisés).	VAVON.....	Chimie organique.
Henri VILLAT.....	T Mécanique des fluides et applications.	G. DARMOIS.....	Calcul des probabilités et Physique mathém.
Ch. JACOB.....	T Géologie	CHATTON.....	T Biologie maritime.
P. PASCAL.....	T Chimie minérale.	AUBET.....	Chimie biologique.
M. FRÉCHET.....	T Calcul différentiel et Calcul intégral.	Jacques BOURCART.	Géologie dynamique.
		M ^{me} JOLIOU-CURIE..	Physique générale et Radioactivité.
		PLANTÉFOL.....	Botanique.

Secrétaire..... A. PACAUD

Secrétaire honoraire..... D. TOMBECK



RECHERCHES EXPÉRIMENTALES
SUR
L'ÉCONOMIE DE L'EAU
CHEZ
LES BATRACIENS



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552819_0048

SOMMAIRE.

	Pages
INTRODUCTION	7
PREMIÈRE PARTIE. — <i>Caractères généraux de l'économie de l'eau chez quelques espèces</i>	11
<i>Chapitre I.</i> — Les échanges d'eau chez la Grenouille verte adulte	11
1. Les échanges dans l'eau	11
Variations des échanges en fonction de la taille.	13
Variations des échanges en fonction de la température	18
2. Les échanges dans l'air	21
Perte d'eau par la peau	21
Perte d'eau par les reins	25
<i>Chapitre II.</i> — Les variations de la teneur en eau chez la Grenouille verte adulte	28
Variations de la teneur en eau lors du passage du milieu aquatique à un milieu aérien saturé d'humidité	30
Action de la température sur la teneur en eau..	39
Action du jeûne sur la teneur en eau.....	42
Marge de déshydratation et teneur en eau minimum	45
Résumé des chapitres I et II.....	49
<i>Chapitre III.</i> — Etude comparée de l'économie de l'eau chez différentes espèces	51
Les échanges dans l'eau	52
Les échanges dans l'air	55
Marge de déshydratation	56
Résumé et conclusions	57
<i>Chapitre IV.</i> — Les variations de l'économie de l'eau au cours du développement de la Grenouille verte	59
Les échanges dans l'eau	60
Les variations de la teneur en eau	63
Résumé et conclusions	68
BIBLIOGRAPHIE DE LA PREMIÈRE PARTIE	69

DEUXIÈME PARTIE. — <i>Etude particulière de quelques facteurs de l'économie de l'eau</i>	71
<i>Chapitre I.</i> — Les facteurs de l'absorption.....	71
1. Le rôle de l'osmose	71
Expériences sur la peau en place	73
Expériences sur la peau isolée	77
Cas des solutions plus concentrées que le milieu intérieur normal	82
2. Rôle de la perméabilité de la peau.....	89
Résumé et conclusions	96
<i>Chapitre II.</i> — La régulation de la teneur en eau dans l'eau et dans les solutions salines.....	98
1. La régulation dans l'eau	98
2. La régulation dans les solutions salines	102
Adaptation éventuelle des Grenouilles à l'eau saumâtre	111
Résumé et conclusions	113
<i>Chapitre III.</i> — Action de l'hypophyse et des extraits posthypophysaires	116
1. Expériences de lésions de la région tubéro-hypo- physaire	117
2. Action des extraits posthypophysaires.....	125
Résumé et conclusions	132
BIBLIOGRAPHIE DE LA DEUXIÈME PARTIE	134
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES	137

INTRODUCTION.

La question de l'économie de l'eau chez les Batraciens a fait l'objet d'un grand nombre de travaux. Il y a à cela plusieurs raisons. D'abord, envisagée dans son ensemble, c'est une question très complexe qui touche à de nombreux problèmes. L'économie de l'eau dans un organisme comprend en effet l'ensemble de ses échanges d'eau avec le milieu extérieur et des variations de la quantité d'eau qu'il contient, laquelle dépend à la fois de la nature des échanges, ou plus exactement du rapport qui existe entre les entrées et les sorties, du bilan des gains et des pertes, et de l'action de certains facteurs indépendants des échanges.

Ensuite la Grenouille — car ce sont essentiellement les différentes espèces de Grenouilles qui ont été utilisées pour ces recherches — est un animal de laboratoire classique pour les physiologistes et il n'est pas étonnant qu'elle ait servi abondamment de matériel pour l'étude des problèmes relatifs à l'économie de l'eau, de la même façon que pour l'étude d'autres questions, la physiologie du muscle ou du système nerveux, par exemple.

Enfin chez les Batraciens, cette économie joue un rôle particulièrement important dans l'écologie et elle présente toute une série de particularités, tant au point de vue physiologique qu'au point de vue biologique, qui ont retenu l'attention des chercheurs.

Il ne saurait être question d'exposer ici, même brièvement, l'ensemble des résultats auxquels ont conduit les très nombreuses recherches antérieures. Un tel exposé a d'ailleurs été fait dernièrement par ADOLPH (1933), à qui on doit les travaux les plus nombreux et les plus récents sur la question.

Le présent travail comprend deux parties : la première est une étude générale de l'économie de l'eau chez quelques espèces de Batraciens. Elle est surtout descriptive et destinée à

mettre en évidence les principales caractéristiques de cette économie. Elle n'est cependant pas uniquement descriptive : j'ai cherché à donner le plus souvent possible des interprétations des différentes particularités. Les deux premiers chapitres exposent les faits relatifs à la Grenouille verte et traitent l'un des échanges, l'autre des variations de la teneur en eau. J'ai cru bon de refaire après ADOLPH un tel exposé, car, comme on le verra, il apporte des données, nouvelles sur plusieurs points et différentes sur d'autres. Dans le troisième chapitre, j'ai comparé à celle de la Grenouille verte, l'économie de quelques autres espèces, cherchant surtout à mettre en évidence des relations entre elle et le mode de vie de chaque espèce, relations qui d'ailleurs se sont montrées très faibles. Le quatrième chapitre est consacré à l'étude des variations qui se produisent au cours du développement de la Grenouille verte ; elles sont cette fois assez importantes et leur rapport avec les variations morphologiques est intéressant à mettre en évidence.

Dans la deuxième partie, j'ai étudié quelques-uns des mécanismes qui interviennent dans l'économie de l'eau. Et tout d'abord ceux qui déterminent l'absorption. C'est là une question qui a été beaucoup discutée et qui est assez confuse ; je pense y avoir apporté quelque clarté. Un deuxième chapitre traite de la régulation de la teneur en eau dans l'eau et dans les solutions salines ; ce dernier point a un certain intérêt car il est lié à l'adaptation possible des Grenouilles à l'eau saumâtre. Le troisième chapitre a trait au rôle de l'hypophyse dans l'économie de l'eau.

A part celles qui sont rapportées au chapitre III et qui sont relatives à d'autres espèces, les mesures et les expériences de la première partie ont été faites sur des Grenouilles vertes (*Rana esculenta* L.) d'origines variées. J'ai utilisé en particulier très souvent des exemplaires d'une race spéciale provenant de Hongrie, commodes par la taille relativement grande qu'ils peuvent atteindre (leur poids arrive à dépasser 120 grammes). Les expériences de la deuxième partie ont été effectuées soit sur des Grenouilles vertes, soit sur des Grenouilles rousses (*R. temporaria* L.).

En ce qui concerne la technique, je ne donnerai ici que quelques indications d'ordre général pouvant s'appliquer à un grand nombre de cas. Les techniques particulières à chaque type d'expériences seront décrites en leur place.

Pour éviter les variations de poids dues à l'absorption de nourriture ou au rejet d'excréments, les animaux étaient conservés à jeun pendant au moins une quinzaine de jours avant les expériences. Dans celles d'entre elles qui comportaient l'observation des variations de poids pendant une période de plusieurs jours, il n'a pas été tenu compte de la perte de poids sec due au métabolisme de jeûne ; cette perte est en effet négligeable pour des périodes inférieures à une semaine.

Pour que les pesées faites sur un animal donné aient une certaine précision, il faut d'abord de toute évidence que la vessie soit vidée au préalable. Cette évacuation se fait parfois d'elle-même, lorsque l'animal se débat entre les mains de l'opérateur, mais pour qu'elle soit dans tous les cas complète, il est nécessaire d'appuyer avec les doigts fortement et à plusieurs reprises sur la partie inférieure de l'abdomen. Il faut aussi avant chaque pesée sécher soigneusement la peau de l'animal. En opérant toujours de la même manière (essuyage avec un torchon, puis avec un papier filtre), on arrive à une constance très suffisante dans les mesures. Voici, par exemple, les résultats en grammes de 10 pesées faites en un temps très court sur un même animal plongé 10 fois de suite dans l'eau et essuyé chaque fois :

22,35, 22,32, 22,35, 22,36, 22,39, 22,32, 22,37, 22,34, 22,34, 22,38.

On voit que pour tenir compte des erreurs de pesée, il suffit d'exprimer les poids en décigrammes.

Un grand nombre d'expériences ont nécessité la mesure de la quantité d'eau éliminée par les reins pendant un temps déterminé. Dans ce but, une ligature en cordon de bourse était faite autour de l'anus de l'animal au début de l'expérience et enlevée à la fin. Lorsqu'il était nécessaire de faire une série de mesures successives, la partie terminale du cloaque était liée sur une petite canule de verre terminée par un fragment de tube de caoutchouc, sur lequel il était facile de poser et d'enlever des ligatures un grand nombre de fois, opération qui répétée souvent sur l'animal l'aurait très vite blessé profondément.

Les mesures n'ont pas montré de différences appréciables dans l'économie de l'eau entre les deux sexes ; aussi un certain nombre d'expériences ont-elles été faites indifféremment sur des animaux de l'un ou de l'autre sexe. Cependant souvent, surtout lorsque les résultats devaient être comparés en-

suite à d'autres, elles ont été faites uniquement sur des animaux mâles, dont les poids sont beaucoup plus comparables d'un bout de l'année à l'autre que ceux des femelles qui subissent des variations considérables du fait de variations dans le développement des ovaires.

Presque toutes les mesures ont été faites sur des lots d'au moins 3 et le plus souvent de 5 animaux, de façon à tenir compte dans une certaine mesure de la variation individuelle, parfois assez importante.

C'est à M. le Professeur André MAYER que je dois d'avoir entrepris ce travail. Il en a suivi de près la réalisation, me donnant bien souvent de précieux conseils, et m'adressant aussi d'utiles critiques. Je le prie de trouver ici l'expression de ma profonde reconnaissance.

Mes recherches ont été poursuivies dans le laboratoire de M. le Professeur Robert LÉVY, qui a toujours été pour moi un maître bienveillant et compréhensif. Il m'a sans cesse aidé et conseillé, me faisant profiter de sa grande expérience. Il m'a donné en particulier d'utiles indications pour la rédaction de ce mémoire. Qu'il me permette de lui exprimer ici toute mon affection et ma gratitude.

Certaines expériences ont été effectuées à la Station Biologique de Roscoff. J'adresse à M. le Professeur Charles PÉREZ mes bien vifs remerciements pour son accueil bienveillant et pour l'intérêt qu'il m'a témoigné.

PREMIÈRE PARTIE.

Caractères généraux de l'économie de l'eau chez quelques espèces.

CHAPITRE I.

Les échanges d'eau chez la Grenouille verte adulte

La Grenouille verte à l'état adulte vit le plus souvent dans l'eau, mais elle est susceptible de faire des séjours plus ou moins prolongés à terre. Ses échanges sont de nature très différente dans les deux cas. Leur étude comprendra donc deux parties : 1° les échanges dans l'eau, 2° les échanges dans l'air.

1. Les échanges dans l'eau.

1. Les Grenouilles plongées dans l'eau sont le siège d'un mouvement d'eau très important. C'est ce qu'ont constaté il y a déjà longtemps TOWNSON (1795) et plus récemment DURIG (1901). Une expérience très simple permet de s'en rendre compte : il suffit d'obturer par une ligature l'anus d'une Grenouille, de façon à fermer la seule voie d'élimination possible de l'eau. On constate, après l'avoir laissée séjourner dans l'eau pendant un certain temps, qu'elle a augmenté de poids dans des proportions assez considérables. Dans le tableau I figurent les résultats d'une telle expérience que j'ai effectuée à 18° sur trois individus mâles :

TABLEAU I.

Poids avant l'expérience (en g.)	Poids au bout de 8 heures de séjour dans l'eau (en g.)	Augmentation de poids (en g.)
22	24,4	2,4
17,8	19,6	1,8
13,2	14,9	1,7

L'augmentation est de plus de 10 p. 100 du poids du corps, ce qui représenterait en 24 heures une augmentation de 30 p. 100. En d'autres termes, la quantité d'eau qui passe en 24 heures à travers le corps d'une Grenouille de poids moyen (nous verrons en effet que l'augmentation n'est pas proportionnelle au poids) représente un tiers de ce poids.

C'est là une quantité énorme, surtout si on la compare à la quantité d'eau du sang. D'après WELCKER (1858), le sang représente chez la Grenouille environ 1/17 du poids du corps. Dans une Grenouille de 25 g., il y a donc à peu près 1 g.,5 de sang, soit 0 g.,9 de sérum qui contiennent 0 g.,85 d'eau. D'après les chiffres précédents, cette quantité d'eau est transitée à travers l'organisme de la Grenouille en 2 heures et demie environ. Comme toute l'eau est éliminée par les reins, donc par l'intermédiaire du sang, on voit que toute l'eau du sérum est remplacée toutes les 2 heures et demie. A titre de comparaison, j'indiquerai que chez l'Homme, où la quantité d'eau transitée journellement est de 3 litres environ, alors que la quantité d'eau du sérum est de 2 litres et demi, pareil renouvellement ne se fait que toutes les 20 heures environ. Ce n'est que dans certains cas pathologiques (diabète insipide) qu'on observe un mouvement d'eau aussi important, 15 à 20 litres par jour.

2. Les voies d'entrée possible sont évidemment la peau et la bouche. Il est facile de montrer, comme l'ont fait un certain nombre d'auteurs, en particulier PRZYLECKI (1922), que toute l'eau pénètre par la peau : on maintient un animal à anus lié dans l'eau pendant un temps déterminé, une première fois sans contrainte, une deuxième fois en l'attachant sur des baguettes de façon que sa bouche reste hors de l'eau. On constate que les augmentations de poids correspondant à chaque expérience sont sensiblement les mêmes, comme le montrent les chiffres du tableau II qui se rapportent à des expériences ayant duré 8 heures à 18°.

TABLEAU II.

Poids initial (en g.)	Augmentation de poids I (en g.)	Augmentation de poids II (en g.)
19,3	1,9	2,0
21,3	2,1	1,9
17,4	1,9	1,9

VARIATION DES ÉCHANGES EN FONCTION DE LA TAILLE.

1. Les expériences rapportées dans ce mémoire ont été effectuées sur des animaux de tailles variées. Pour pouvoir comparer les résultats entre eux, il est nécessaire de savoir comment varie le débit de l'eau en fonction de la taille. ADOLPH (1927) a fait un certain nombre de mesures à ce sujet sur *Rana pipiens* et il en conclue que les échanges sont proportionnels au poids du corps. Les mesures que j'ai faites sur la Grenouille verte m'ont amené à une conclusion toute différente.

TABLEAU III.

Poids du corps P (en g.)	Puissance $\frac{2}{3}$ du poids $p^{\frac{2}{3}}$	Quantité d'eau transitée en 8 h. p (en g.)	$\frac{p}{P}$	$\frac{p}{P^{\frac{2}{3}}}$
30,8	9,8	3,1	0,10	0,31
32,0	10,1	3,8	0,12	0,38
35,4	10,8	3,8	0,11	0,35
39,2	11,6	4,3	0,11	0,37
42,1	12,1	4,7	0,11	0,39
43,6	12,4	4,5	0,10	0,36
45,2	12,7	5,3	0,12	0,42
47,7	13,2	4,8	0,10	0,36
48,5	13,3	5,5	0,11	0,41
52,3	14,0	4,7	0,09	0,33
56,2	14,7	5,3	0,09	0,36
61,9	15,6	6,0	0,10	0,38
63,0	15,8	5,6	0,09	0,35
66,8	16,4	5,6	0,08	0,34
67,5	16,6	5,9	0,09	0,35
69,3	16,8	6,3	0,09	0,37
72,0	17,3	5,9	0,08	0,34
74,9	17,8	6,9	0,09	0,39
77,4	18,2	7,0	0,09	0,38
80,7	18,6	6,7	0,08	0,36
82,5	19,0	6,0	0,07	0,32
82,7	19,0	7,1	0,08	0,37
86,0	19,5	6,5	0,07	0,33
87,7	19,7	6,3	0,07	0,32
89,5	20,0	6,9	0,07	0,34

J'ai mesuré les quantités d'eau passées à travers le corps de 25 mâles appartenant à un même lot et dont le poids variait de 30 à 90 g. et j'ai comparé les nombres obtenus au poids du corps d'une part et à sa surface d'autre part, ou plus exactement à une grandeur plus facile à déterminer qui est proportionnelle à la surface et qui est la puissance $2/3$ du poids. Les résultats des mesures et des calculs concernant ce lot figurent dans le tableau III.

Les nombres qui expriment les valeurs du rapport $\frac{p}{p^{2/3}}$ varient autour d'une moyenne sensiblement constante = 0,36, tandis que ceux qui expriment les valeurs du rapport $\frac{p}{p}$ varient autour d'une moyenne qui diminue à mesure que le poids augmente. On peut représenter graphiquement ce résultat en portant en abscisses les poids et en ordonnées les valeurs du rapport $\frac{p}{p^{2/3}}$ et celles du rapport $\frac{p}{p}$ (figure 1). Les points représentatifs des premières sont compris entre deux droites parallèles à l'axe des abscisses et les points représentatifs des secondes entre deux droites obliques par rapport à l'axe des abscisses. L'examen du tableau et du graphique montre clairement que, contrairement à ce qu'indique ADOLPH, les échanges sont proportionnels à la surface et non au poids (1).

Ce résultat s'interprète très bien si on fait appel à la notion de similitude biologique. LAMBERT et TEISSIER (1927) ont montré en effet que, si on considère deux animaux biologiquement semblables, on peut prévoir comment sont altérées les grandeurs mécaniques que l'on peut définir sur eux lorsqu'on passe d'un animal à l'autre. En particulier, un débit doit être altéré dans le rapport λ_2 , λ étant la valeur du rapport de deux longueurs homologues qui sert à définir la similitude des animaux en question (2), ce qui revient à dire que dans une série d'animaux biologiquement semblables les débits homologues varient comme les surfaces homologues. C'est préci-

(1) Il faut dire qu'ADOLPH, dans son mémoire, ne donne pas de valeurs numériques, mais figure seulement des points sur un graphique.

(2) Je rappelle la définition donnée par LAMBERT et TEISSIER : Deux animaux sont biologiquement semblables, s'ils sont géométriquement semblables, si le rapport des masses homologues est égal au cube du rapport des longueurs homologues, si le rapport des temps homologues est égal au rapport des longueurs homologues et si les rendements homologues sont égaux.

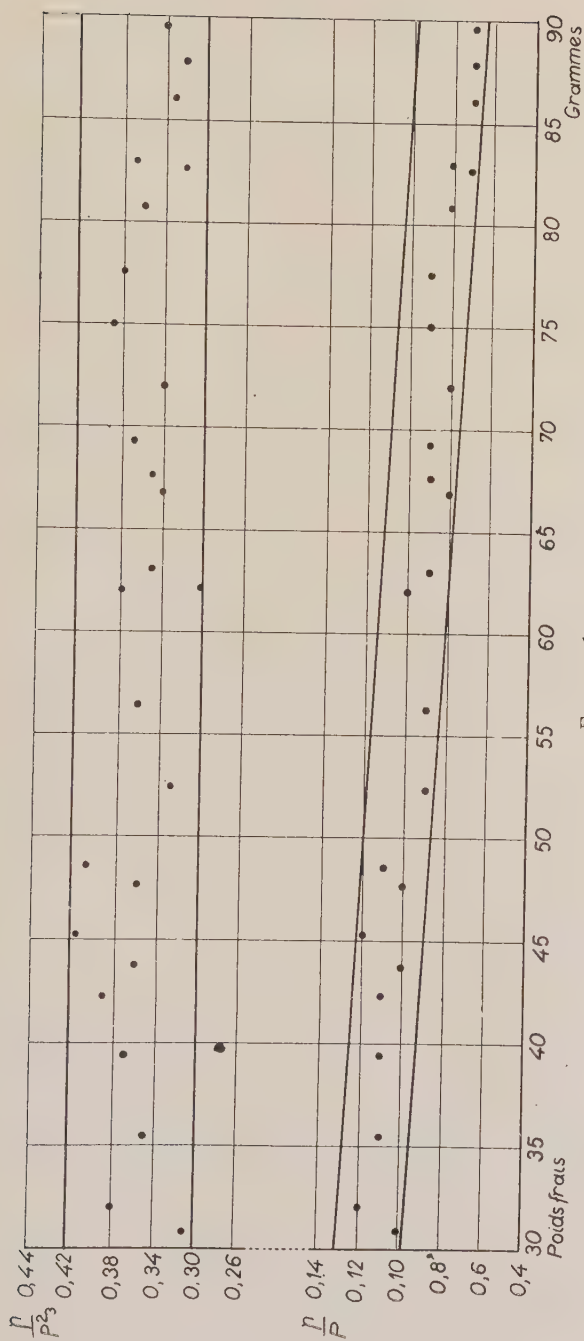


FIGURE 1.

Variation en fonction du poids frais P des rapports $\frac{p}{P^{2/3}}$ et $\frac{p}{P}$ dans lesquels p représente la quantité d'eau transitée en 8 heures. (L'échelle des ordonnées est deux fois plus petite pour les rapports $\frac{p}{P^{2/3}}$ que pour les rapports $\frac{p}{P}$).

sément le résultat qui a été mis en évidence plus haut. Il exprime donc simplement le fait que les Grenouilles restent biologiquement semblables lorsque leur taille varie, du moins dans les limites qui ont été indiquées. Ceci n'a rien de très étonnant, car d'une part une Grenouille de 30 g. est déjà une Grenouille adulte, sexuellement mûre, et d'autre part une Grenouille de 90 g. n'est pas encore arrivée à l'extrême vieillesse ; entre ces deux limites, il est donc très vraisemblable que l'animal continue de croître sans que son organisme ne subisse de changements importants.

Les échanges étant proportionnels à la puissance $2/3$ du poids, lorsqu'on voudra comparer les résultats d'expériences faites sur des animaux de tailles variées, on ramènera toujours les nombres trouvés à cette grandeur facile à calculer.

2. Comme on le verra dans les chapitres ultérieurs, il est utile de pouvoir caractériser les échanges par une grandeur susceptible de mesure. D'après ce qui précède, il est tout indiqué de choisir pour cette grandeur la quantité d'eau transitée par unité de surface, qui est une constante lorsque les conditions restent les mêmes et que je désignerai sous le nom de « pouvoir absorbant » (1) de l'animal. Il suffit pour la déterminer d'évaluer la surface de la peau ; il n'est pas nécessaire d'ailleurs de faire chaque fois la mesure directe, il suffit de l'effectuer un petit nombre de fois et de déterminer à partir des mesures ainsi faites les rapports entre cette surface et des grandeurs faciles à obtenir qui lui sont proportionnelles. Les deux grandeurs qui ont été choisies ici sont la puissance $2/3$ du poids P, déjà indiquée, et le carré de la longueur du corps L, mesurée de l'extrémité du museau à l'extrémité inférieure de la colonne vertébrale. La mesure directe de la surface S a été effectuée de la façon suivante : la peau était détachée en son entier du corps de l'animal, ce qui est facile chez la Grenouille, puis étalée sur une feuille de papier bristol qui était découpée suivant les contours de la peau. Le poids de l'unité de surface du bristol ayant été déterminée auparavant, une simple pesée permettait d'obtenir la valeur cherchée.

Les mesures et les déterminations qui ont été faites sur 5 animaux sont réunies dans le tableau IV.

(1) Ce terme de pouvoir absorbant sera justifié par la suite : je montrerai en effet que la quantité d'eau transitée dépend uniquement de l'absorption, du moins dans les conditions normales.

TABLEAU IV.

Poids (P) en g.	Longueur (L) en cm.	Surface (S) en cm ²	P ^{2/3}	$\frac{S}{P^{2/3}}$	L ²	$\frac{S}{L^2}$
19,0	6,2	56	7,4	7,6	27	2,1
20,0	5,3	65	7,7	8,5	28	2,3
26,5	5,9	74	8,8	8,2	35	2,1
32,0	6,1	84	10,1	8,3	39	2,1
64,0	7,3	118	16,0	7,9	54	2,2

En choisissant pour valeur des rapports $\frac{S}{P^{2/3}}$ et $\frac{S}{L^2}$ les moyennes des valeurs expérimentales on peut écrire

$$S = 8 P^{2/3} \text{ et } S = 2,1 L^2$$

En réalité, ces chiffres ne sont pas tout à fait exacts : la mesure faite ne donne en effet la surface réelle de la peau qu'en supposant celle-ci complètement lisse ; or ceci n'est vrai que pour la région ventrale du corps et des membres, toute la surface dorsale est au contraire hérissée de tubercules ; la surface réelle S_r est ainsi supérieure à la surface mesurée par le procédé décrit plus haut, qu'on peut appeler surface apparente S_a . La surface réelle est impossible à déterminer de façon rigoureuse, car ces tubercules n'ont ni une forme ni une disposition régulières. Il est possible cependant de se faire une idée de son rapport à la surface apparente : on mesure sur des coupes de peau choisies en des emplacements différents la longueur réelle l_r et la longueur apparente l_a d'un fragment de coupe. Le calcul (1) montre

(1) Voici le détail du calcul. Soit abc (fig. 2) la coupe d'un tubercule que nous supposons de révolution autour d'un axe pour la commodité du raisonnement. Sa longueur apparente est $ab'c = l_a$ et sa longueur réelle $abc = l_r$; sa surface apparente est celle du cercle de diamètre ac



FIGURE 2.

soit $s_a = \frac{\pi}{4} \times l_a^2$. Sa surface réelle s_r est évidemment comprise entre la surface latérale s_1 du cône ayant pour base le cercle de diamètre ac et pour hauteur bb' , d'une part, et la somme s_2 des surfaces latérale et supérieure du cylindre ayant même base et même hauteur, d'autre part, soit

$$s_1 = \frac{1}{2} ab \times \pi \times ac = \frac{\pi}{4} l_r \times l_a$$

$$s_2 = \pi ac \times bb' + \pi \frac{ac^2}{4} = \frac{\pi l_a^2}{4} \left(1 + 2 \frac{l_r - l_a}{l_a} \right) = \frac{\pi l_a^2}{4} \left[1 + 2 \left(\frac{l_r}{l_a} - 1 \right) \right]$$

Les limites du rapport $\frac{S_r}{S_a}$ sont donc :

$$l_1 = \frac{l_r}{l_a} \quad l_2 = 1 + 2 \left(\frac{l_r}{l_a} - 1 \right)$$

que le rapport de la surface réelle à la surface apparente $\frac{S_r}{S_a}$ est compris entre deux limites représentées par $\frac{I_r}{I_a}$ et $1 + 2 \left(\frac{I_r}{I_a} - 1 \right)$. Une série de cinq mesures a donné pour le rapport les valeurs suivantes : 1,20, 1,30, 1,35, 1,35, 1,25 (moyenne 1,30). Le rapport $\frac{S_r}{S_a}$ est donc compris entre 1,3 et 1,6 ; on peut dire qu'il est approximativement égal à 1,45. Mais ceci n'est vrai, ai-je dit, que pour la partie dorsale du corps ; pour la partie ventrale ce rapport est égal à 1. Comme la partie dorsale et la partie ventrale ont sensiblement la même surface apparente, la surface réelle de la peau entière est approximativement égale à sa surface apparente multipliée par 1,2. La correction ainsi faite a une certaine importance puisqu'elle est égale à 20 p. 100 ; cette importance apparaîtra surtout dans l'étude des échanges dans l'air. En tenant compte de cette correction, on trouve comme valeur de la surface :

$$S = 9,6 P^{2/3} \text{ et } S = 2,5 L^2$$

La valeur trouvée est ainsi un peu différente de celle qui a été donnée par VOIT (1930) et qui est égale à $S = 10,5 P^{2/3}$. La différence tient vraisemblablement à ce que le poids frais est assez mal défini et dépend d'une série de facteurs, dont quelques-uns seront indiqués plus loin.

En partant de la première des formules précédentes, il est facile d'après les chiffres du tableau III de calculer la valeur du pouvoir absorbant. On trouve comme moyenne 4 mg.,7 (cette valeur correspond à une température de 18-20°).

Les Grenouilles qui ont servi à ces calculs appartenaient à la race de Hongrie, mais des mesures faites sur des animaux de race française, dont le poids variait de 15 à 30 grammes, ont fourni une valeur moyenne identique. Le pouvoir absorbant serait donc indépendant de la race.

VARIATION DES ÉCHANGES EN FONCTION DE LA TEMPÉRATURE.

Un certain nombre d'auteurs (OVERTON 1904, PRZYLECKI 1922, DE HAAN et BAKER 1924, ADOLPH 1927, KRAUSE 1928) ont étudié l'influence de la température sur les échanges d'eau en mesurant les quantités d'urine recueillies à différentes températures, mais les résultats étaient toujours rapportés au

poids du corps, ils ne sont donc pas valables pour des Grenouilles de taille quelconque. Dans ces conditions, il m'a paru utile de faire de nouvelles déterminations en utilisant la notion de pouvoir absorbant.

J'ai d'abord déterminé les limites de température supportées par les Grenouilles vertes. Elles résistent très bien aux basses températures : on peut les conserver à la glacière à une température voisine de 0° pendant des périodes très longues sans qu'elles en souffrent. La température maximale qu'elles puissent supporter longtemps sans dommage ne dépasse pas 25° ; au-delà elles succombent assez rapidement, à 30° en quelques heures, à 28° après un à trois jours. A l'intérieur des limites ainsi établies, j'ai mesuré la valeur des échanges aux températures suivantes : 25°, 20°, 14°, 8°, 3°5, 0°5. La première a été réalisée au moyen d'une étuve, les deux dernières au moyen d'un appareil réfrigérant ; 8° était la température moyenne d'un local fermé non chauffé pendant une certaine période de l'hiver ; 14° celle d'une salle à température sensiblement constante ; 20° celle du laboratoire. Les Grenouilles, conservées à cette dernière température, étaient amenées directement à la température à laquelle la mesure devait être faite. Une détermination des échanges pendant un intervalle de temps de 5 à 8 heures était faite toutes les 24 heures, jusqu'à obtention de chiffres constants. Les échanges ne s'établissent en effet au niveau constant caractéristique de la température de l'expérience qu'après un intervalle de temps variable, pouvant atteindre 8 à 10 jours aux environs de 0°. Dans le tableau V figurent les chiffres obtenus, une fois les échanges normaux établis, aux différentes températures indiquées plus haut. Les mesures ont été faites à chaque température sur 3 animaux, et ont porté sur les échanges pendant 8 heures. La valeur du pouvoir absorbant a été calculée pour chaque animal.

Le pouvoir absorbant est multiplié par 3 environ pour chaque augmentation de température de 10°. J'aurai l'occasion plus loin d'indiquer les conclusions qu'on peut tirer de la valeur de ce coefficient de température ou Q_{10} .

Même aux très basses températures où la Grenouille possède une activité extrêmement réduite, le transit d'eau est encore important, puisqu'il représente pour un animal de poids moyen 3,6 p. 100 du poids du corps en 24 heures.

TABLEAU V.

Température	25°	20°	14°	8°	3°,5	0°,5
Poids initial (en g.)...	34,7	37,5	32,5	43,2	38,6	32,5
	36,7	39,2	42,5	54,0	52,2	34,5
	36,7	45,0	53,9	55,1	55,2	40,3
Augmentation de poids en 8 h. (en g.).	5,3	3,9	1,7	0,9	0,5	0,4
	4,8	3,9	1,8	1,1	0,7	0,3
	4,3	4,1	2,1	1,4	0,7	0,5
Pouvoir absorbant (en mg.).	6,0	4,5	2,0	0,95	0,55	0,5
	6,0	4,5	1,8	0,95	0,55	0,4
	5,5	4,0	1,8	0,90	0,55	0,5
Moyenne.....	6,0	4,5	2,0	0,95	0,55	0,5

La variation du pouvoir absorbant en fonction de la température est représentée graphiquement sur la figure 3.

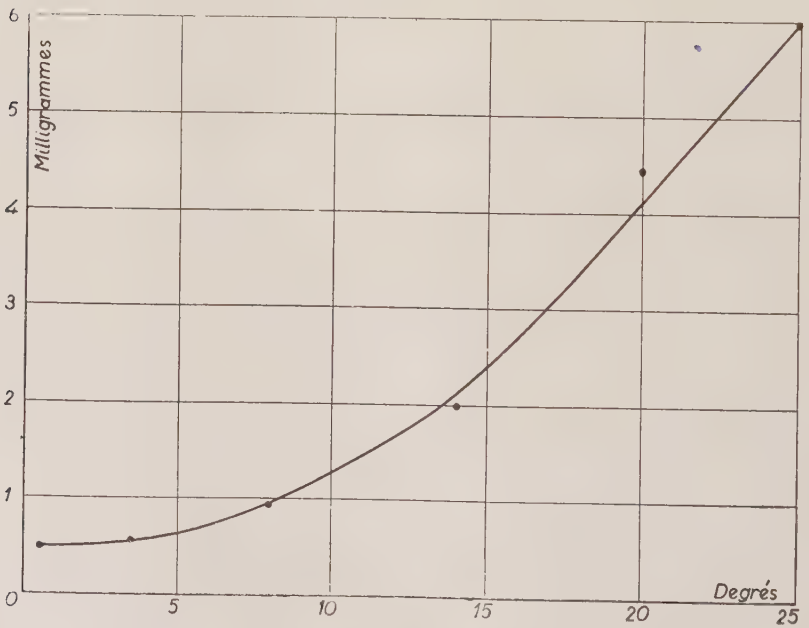


FIGURE 3.

Variation du pouvoir absorbant en fonction de la température.

2. Les échanges dans l'air.

Si on place dans l'air des Grenouilles ayant séjourné un certain temps dans l'eau, elles commencent à perdre immédiatement de l'eau par la peau et par les reins.

PERTE D'EAU PAR LA PEAU.

1. La perte d'eau par la peau se produit évidemment par évaporation à partir de la couche superficielle. La comparaison des vitesses d'évaporation sur une surface donnée de peau et sur une égale surface d'eau libre va nous permettre certaines constatations intéressantes. 3 Grenouilles ont été fixées sur un bâti de telle façon que la surface entière de leur corps fût exposée à l'air ; près d'elles étaient disposés des récipients peu profonds et larges contenant de l'eau. Au bout de 4 h. 30, les pertes de poids subies par les Grenouilles et par les récipients ont été mesurées et ramenées à l'unité de surface et à l'heure (tableau VI).

TABLEAU VI.

Grenouilles				Eau libre		
Poids (en g.)	Surface (en cm ²)	Eau évaporée		Surface (en cm ²)	Eau évaporée	
		en 4 h., 30 (en g.)	par h. et par cm ² (en mg.)		en 4 h., 30 (en g.)	par h. et par cm ² (en mg.)
46,2	124	2,7	4,8	33,0	0,60	4,5
48,5	128	2,9	5,0	35,0	0,65	4,6
33,0	99	2,1	4,7	38,0	0,70	4,5

Les quantités d'eau perdues par la peau sont légèrement supérieures à celles perdues par l'eau libre (1). Cela tient vraisemblablement au fait que la température de la Grenouille est légèrement supérieure à la température ambiante et peut-être aussi à ce que la surface n'ayant pu être calculée d'une

(1) Les premières mesures faites en utilisant la valeur non corrigée de la surface avaient donné des chiffres notablement plus importants pour la peau et c'est ce résultat étonnant qui a motivé le calcul de la surface réelle exposé plus haut.

façon rigoureuse, la valeur trouvée est, même après correction, légèrement trop faible. De toute façon, la grandeur de l'évaporation à la surface de la peau est sensiblement du même ordre qu'à la surface de l'eau libre. L'eau qui imbibe la couche superficielle de la peau est donc très facilement mobilisable et sa liaison avec son support est très faible.

2. La vitesse d'évaporation reste constante à mesure que la teneur en eau de l'animal diminue, tout au moins lorsque la perte d'eau par la peau n'est pas trop rapide ; c'est donc qu'il se produit un renouvellement continu de l'eau à la surface de la peau, indépendamment de la teneur en eau de l'organisme. On peut penser que ce renouvellement se fait par l'intermédiaire des vaisseaux sanguins et lymphatiques qui sont nombreux dans la peau, et que si l'on supprime ce ravitaillement la quantité d'eau perdue diminue. L'expérience montre qu'il n'en est rien. Des Grenouilles ont été réparties en 2 lots de 6 ; celles du premier lot n'ont subi aucun traitement et ont servi de témoins ; la peau de celles du deuxième lot a été incisée circulairement juste au-dessous des pattes antérieures ; toute la partie située au-dessous de l'incision, jusqu'à la naissance des doigts postérieurs, a été détachée du corps par simple retournement, ce qui a rompu toutes ses connections vasculaires ; elle a été ensuite replacée dans sa position normale et fixée par des points de suture le long de l'incision. Les deux lots ont été placés ensuite dans les mêmes conditions et les pertes d'eau ont été mesurées et comparées entre elles après avoir été ramenées à l'heure et à la puissance $2/3$ du poids. Les résultats sont les suivants (exprimés en milligrammes) :

Grenouilles écorchées....	32	33	37	34	36	31	total	203
Grenouilles témoins.....	30	36	31	36	32	35	total	200

La perte d'eau par la peau ne varie pas lorsqu'on supprime la circulation dans la peau.

Elle ne varie pas non plus lorsqu'on tue les animaux : 2 lots de 3 animaux chacun, les uns vivants, les autres morts, ont subi des pertes d'eau qui ramenées à l'heure et à la puissance $2/3$ du poids ont été les suivantes (en mg.) :

Grenouilles vivantes : 29, 35, 32 ; Grenouilles mortes : 31, 36, 30.

Le renouvellement de l'eau à la surface de la peau est donc un phénomène purement physique. La peau n'intervient en

aucune façon pour protéger la Grenouille contre l'évaporation. La présence de nombreux tubercules conduit même, par suite de l'augmentation de la surface, à une augmentation de la perte, d'autant plus que ces tubercules se trouvent précisément localisés sur la face dorsale, qui est celle par où s'effectue normalement l'évaporation, la face ventrale étant en contact avec le support sur lequel repose l'animal.

3. Ce n'est que lorsque la vitesse de perte est très grande qu'il se produit une diminution de l'évaporation. C'est ce que montrent les mesures faites comme précédemment à la fois sur des Grenouilles et des récipients pleins d'eau exposés simultanément au courant d'air d'un ventilateur (tableau VII).

TABLEAU VII.

Grenouilles			Eau libre	
Poids (en g.)	Surface (en cm ²)	Eau évaporée par heure et par cm ² (en mg.)	Surface (en cm ²)	Eau évaporée par heure et par cm ² (en mg.)
45,2	202	21	40	53
63	250	21	36	55
42,8	195	19	34	50

La perte d'eau par la peau est plus de deux fois moins grande que par la surface de l'eau libre. Ceci s'explique par le fait que la peau n'est plus imbibée d'eau et que par conséquent le renouvellement de l'eau ne se fait plus avec une vitesse suffisante pour compenser les pertes. La peau se dessèche progressivement et peut ainsi jouer dans une certaine mesure un rôle de protection.

Lorsque la perte d'eau par la peau est grande, la Grenouille se défend en adoptant une attitude telle que la surface exposée à l'évaporation soit la plus petite possible : elle se tasse sur elle-même, les pattes collées au corps et la face ventrale bien appliquée au sol. Lorsque plusieurs animaux se trouvent placés ensemble, ils se disposent les uns contre les autres, ce qui diminue la surface totale offerte à l'évaporation. De plus les animaux restent complètement immobiles, attitude qui est due probablement à la diminution de l'excitabilité du système

nerveux qui se produit lorsque la peau se déshydrate, ainsi que l'a montré OZORIO DE ALMEIDA (1926).

4. L'évaporation d'une surface déterminée d'eau, dans une atmosphère et à une température données, dépend de la différence entre la tension maxima de la vapeur d'eau à la température considérée et sa tension dans l'atmosphère et varie en sens inverse de cette différence. Il doit donc en être de même pour la quantité d'eau perdue par une Grenouille. Effectivement ADOLPH (1932) a montré que cette quantité est très exactement inversement proportionnelle au degré d'humidité de l'atmosphère. La perte d'eau est évidemment maxima dans un air sec se renouvelant constamment autour de l'animal. Des expériences rapportées plus loin (p. 25) montrent que la perte d'eau est encore très considérable (de 45 à 50 milligrammes par centimètre carré et par heure, soit dix fois la quantité absorbée normalement), lorsqu'on expose les animaux à un courant d'air violent produit par un ventilateur tournant à faible distance d'eux.

Un cas particulier est celui où l'air est saturé d'humidité ; la perte d'eau doit être nulle. Cette condition a été réalisée par l'emploi de dessiccateurs de faibles dimensions dont le fond était rempli d'eau et dont la communication avec l'extérieur ne se faisait que par un orifice très petit situé au sommet. Les animaux séjournaient sur le disque percé de trous de l'appareil à une très faible distance au dessus de l'eau. Dans ces conditions, des animaux à anus lié ont pu être conservés pendant plusieurs jours sans que leur poids ne diminue d'une façon sensible (par exemple une Grenouille de 79 g.,5 n'avait perdu que 0 g.,5 au bout de 3 jours). En réalité, comme ADOLPH (1932) l'a montré, la perte ne peut pas être nulle, car la température de la Grenouille est toujours légèrement supérieure à la température du milieu ambiant. Pratiquement cependant, on peut la considérer comme nulle et cette remarque nous servira dans le chapitre suivant.

5. Ce qui a été dit du rôle de la peau dans la perte d'eau entraîne comme conséquence que celle-ci est proportionnelle à la surface ; elle est donc proportionnellement beaucoup plus rapide chez les individus de petite taille que chez les individus de grande taille. La limite d'hydratation compatible avec la vie, qui, comme nous le verrons plus loin, est assez basse, sera atteinte beaucoup plus rapidement chez les petits indi-

vidus que chez les grands. Effectivement l'expérience montre que les petits animaux succombent plus vite que les grands lorsqu'ils sont exposés les uns et les autres à la dessiccation.

PERTE D'EAU PAR LES REINS.

La quantité d'eau éliminée par les reins pendant un temps déterminé est fonction de la quantité d'eau éliminée par la peau pendant le même temps, et cela de deux façons différentes :

1° Des Grenouilles ont été réparties en 4 lots de 5, les différents lots étant placés dans des conditions telles que leurs pertes d'eau par la peau fussent très différentes. Celles du premier lot ont été placées en atmosphère saturée, d'après le dispositif décrit plus haut. Celles du deuxième lot ont été enfermées dans des bocaux de verre profonds munis d'un couvercle de treillis métallique de telle sorte que l'air ne se renouvelait que lentement autour d'elles. Celles du troisième lot ont été mises dans une cage à parois de treillis métallique si bien qu'au contraire le renouvellement de l'air était facile. Enfin celles du quatrième lot ont été introduites dans une cage semblable à la précédente, mais exposées à un courant d'air violent produit par un ventilateur. L'anus de chaque animal était ligaturé pendant toute la durée, variable, de chaque expérience. Le tableau VIII donne pour chaque animal la quantité d'eau perdue par heure par la peau, ainsi que la quantité d'urine correspondante. Dans le tableau sont mentionnés également les poids des différents animaux.

TABLEAU VIII.

Poids initial (en g.).	1 ^{er} lot	45,2	53,3	49,6	37,5	50,4	total	236
	2 ^e lot	38,7	43,5	43,7	41,0	43,0	—	200,9
	3 ^e lot	37,7	52,7	56,2	55,2	51,0	—	250,8
	4 ^e lot	51,0	36,6	42,2	38,0	47,5	—	215,3
Eau perdue par la peau par heure (en g.).	1 ^{er} lot	0	0	0	0	0	total	0
	2 ^e lot	0,11	0,15	0,15	0,11	0,12	—	0,64
	3 ^e lot	0,18	0,28	0,27	0,28	0,33	—	1,34
	4 ^e lot	5,6	4,0	4,2	4,1	5,1	—	23,0
Quantité d'urine par heure (en g.).	1 ^{er} lot	0,45	0,50	0,51	0,41	0,48	total	2,35
	2 ^e lot	0,16	0,37	0,29	0,21	0,16	—	1,19
	3 ^e lot	0,05	0,10	0,08	0,07	0,07	—	0,27
	4 ^e lot	0	0	0	0	0	—	0

Plus la quantité d'eau perdue par la peau en 1 heure est grande, plus la quantité d'urine sécrétée pendant le même temps est faible. On pourrait supposer qu'il y ait simplement compensation entre les deux quantités, c'est-à-dire que leur somme soit constante, tout au moins tant que la quantité perdue par la peau n'est pas trop grande, mais l'examen des chiffres précédents montre qu'il n'en est rien : par exemple la quantité totale d'eau perdue en 1 heure est inférieure pour le troisième lot (1 g.,71) à ce qu'elle est pour le deuxième (1 g.,83), bien que le poids total du troisième lot soit supérieur du 1/4 à celui du deuxième ;

Ainsi une augmentation relativement peu importante de la vitesse de perte d'eau entraîne une diminution de la vitesse d'élimination par les reins telle que la perte totale pendant un temps déterminé se trouve réduite.

2° Lorsque les Grenouilles séjournent dans l'air pendant un certain temps, la perte d'eau qu'elles subissent par les reins finit par s'annuler à un certain moment. Les Grenouilles ont alors perdu au total une certaine quantité d'eau qu'on peut exprimer par la diminution relative de leur poids. Cette diminution est sensiblement constante pour des animaux différents placés dans les mêmes conditions. Il y a donc un seuil d'élimination de l'eau qui peut être défini par cette diminution. Or on constate que cette dernière est d'autant plus petite que la vitesse de perte d'eau par la peau est plus grande comme le montre le tableau IX, dont les chiffres se rapportent aux animaux des trois premiers groupes précédents.

TABLEAU IX.

	1 ^{er} lot	13,3	15,5	14,8	15,9	15,2	Moy.	15
Pourcentage de poids perdu.	2 ^e lot	11,5	14,2	10,4	12,7	—	»	12,2
	3 ^e lot	8,6	9,3	8,5	8,5	9,1	»	8,8

Les différences sont importantes : pour le 3^e lot où la perte par la peau est relativement rapide, la quantité d'eau perdue au total au moment où les reins ont cessé de fonctionner est près de la moitié plus petite que pour le 1^{er} lot où la perte d'eau par la peau est nulle (le temps au bout duquel les ani-

maux cessèrent d'uriner a été naturellement très différent dans les trois lots : de 8 à 10 jours pour le premier, de 2 à 3 jours pour le second, de 12 à 18 heures pour le troisième).

L'augmentation de la vitesse de perte d'eau par la peau produit une augmentation du seuil de l'élimination de l'eau par les reins, ce qui évidemment tend à diminuer la perte totale.

En résumé, il existe un mécanisme régulateur qui tend à réduire la perte d'eau par les reins lorsque la perte d'eau par la peau tend à augmenter, et ce mécanisme agit à la fois sur la vitesse de perte et sur le seuil d'élimination.

CHAPITRE II.

Les variations de la teneur en eau chez la Grenouille verte adulte.

La Grenouille est susceptible de subir des variations importantes de teneur en eau, comme l'ont montré TOWNSON (1795) et DURIG (1901) et après eux tous les auteurs qui l'ont étudiée sous ce rapport. Elle est donc à la fois poïkilotherme et poïkilochyme, elle s'oppose par là aux homéothermes qui ont dans leurs tissus une teneur en eau invariable à moins de 2 p. 100 près et qui sont ainsi en même temps homéochymes.

Dans le présent chapitre sont exposés un certain nombre d'exemples de telles variations, se produisant sous l'influence de facteurs susceptibles de jouer un rôle dans l'écologie de l'espèce.

Les chiffres de teneur en eau qui correspondent à ces divers exemples se rapportent soit à l'organisme entier, soit à des organes, soit au tissu sanguin. Ils ont été obtenus, sauf dans quelques cas où ils ont pu être calculés à partir d'autres données, par différence entre le poids frais et le poids sec. La détermination du poids frais a été faite, en ce qui concerne les organes, immédiatement après leur prélèvement sur l'animal fraîchement sacrifié et après essuyage sur papier filtre. Celle du poids sec, tant de l'organisme que des organes séparés, a été faite après séjour des pièces dans l'étuve à 100° jusqu'à ce que leur poids fût constant (l'expérience a montré que ce résultat est obtenu à coup sûr au bout de 24 heures pour les pièces de petite taille, de 48 heures pour celles de grande taille). Les déterminations portant sur le sang ont demandé une technique spéciale : une petite quantité de sang (de 30 à 100 milligrammes) était aspirée directement à partir du cœur ou, lorsqu'il s'agissait d'animaux vivants en expérience, à partir de la veine abdominale, à l'intérieur d'une petite pipette capillaire, dont le poids avait été soigneusement déter-

miné auparavant. L'ensemble (pipette + sang) était ensuite traité comme un organe.

Les déterminations ont été faites, sauf indication contraire, sur des animaux maintenus à la température du laboratoire (18-20°).

On peut exprimer la teneur en eau soit par rapport au poids frais f , soit par rapport au poids sec s . J'ai choisi la première expression pour la raison qui va être exposée. Les poids frais des organes étudiés ont varié entre les deux valeurs extrêmes 500 milligrammes et 10 milligrammes ; ils ont été évalués au milligramme lorsqu'ils étaient voisins de la plus grande de ces valeurs, au dixième de milligramme lorsqu'ils étaient voisins de la plus petite. Donc l'erreur relative commise sur leur détermination était comprise entre les deux valeurs extrêmes de $1/1000$ et de $5/1000$. Le poids sec représentant environ le $1/5$ du poids frais, ses valeurs étaient comprises entre 100 milligrammes et 2 milligrammes. Les déterminations étant faites au demi-milligramme dans le 1^{er} cas et au dixième de milligramme dans le 2^e cas, l'erreur relative variait entre $2,5/1000$ et $25/1000$. Il est facile de voir que, dans ces conditions, l'erreur relative commise sur le quotient $\frac{f-s}{f}$ est comprise entre $3/1000$ et $17,5/1000$, alors que l'erreur relative commise sur le quotient $\frac{f-s}{s}$ est comprise entre $4,5/1000$ et $37,5/1000$. Le premier quotient est donc connu avec une approximation deux fois plus grande environ que le deuxième.

Le calcul d'erreur qui vient d'être fait permet également de préciser l'approximation avec laquelle peut être connue la teneur en eau. La valeur du rapport $\frac{f-s}{f}$ varie autour de 0,8, l'erreur absolue commise dans sa détermination varie donc entre 0,0024 dans les cas les plus favorables et 0,014 dans les cas les moins favorables. C'est dire que si l'on veut exprimer le rapport par un nombre entier approché à une unité, on ne pourra multiplier la valeur 0,8 ainsi trouvée que par 100 et non par 1000, autrement dit la teneur en eau exprimée par un nombre entier devra être rapportée à 100 parties de poids frais et non à 1000 ; même de cette façon le chiffre des unités pourra être entaché d'une erreur égale à $\pm 1,4$ dans les cas les plus défavorables.

Dans le cas des organismes entiers, l'approximation peut être plus grande, la précision des mesures est en effet supérieure (poids frais de 15 grammes minimum évalués au centigramme, poids sec au demi-centigramme). Dans les cas les plus défavorables, l'erreur relative commise sur le calcul de la teneur en eau est légèrement supérieure à 0,5/1000, ce qui donne une erreur absolue de 4/10.000. On pourra donc rapporter les teneurs en eau exprimées par des nombres entiers à 1000 grammes du poids frais.

VARIATIONS DE LA TENEUR EN EAU LORS DU PASSAGE DU MILIEU
AQUATIQUE A UN MILIEU AÉRIEN SATURÉ D'HUMIDITÉ.

1. Parmi les variations de teneur en eau que l'organisme de la Grenouille peut subir, il en est une qui ne semble pas avoir jusqu'ici attiré l'attention et qui pourtant se produit d'une façon constante au cours de la vie de l'animal : c'est celle qui correspond à son passage de l'eau dans l'air saturé d'humidité. En effet, lorsqu'une Grenouille est dans l'eau, sa teneur en eau a une valeur bien déterminée à chaque température : si on effectue sur elle une série de pesées à intervalles plus ou moins éloignés, en ayant soin d'évacuer complètement la vessie chaque fois, on constate que son poids demeure pratiquement constant, les variations que l'on observe ne dépassant pas 2 p. 100 du poids total. D'autre part, si on injecte une quantité supplémentaire d'eau sous la peau, elle est éliminée rapidement et l'animal revient à son poids initial. L'expérience a été faite sur 3 Grenouilles qui ont reçu chacune 3 cm³ d'eau dans le sac lymphatique ventral (1) ; l'élimination a été complète au bout de 4 à 6 heures.

Lorsque l'animal est dans l'air saturé, j'ai montré plus haut qu'il perd une quantité importante d'eau par les reins et que la sécrétion d'urine s'arrête lorsque la perte de poids a atteint la valeur sensiblement constante de 15 p. 100 du poids initial. L'animal est alors pratiquement en équilibre de poids, puisque, ainsi que je l'ai dit, la quantité d'eau qu'il continue à perdre par la peau est très faible. Cet équilibre

(1) Pour réaliser une telle injection, il faut introduire l'aiguille de la seringue non directement à travers la peau du ventre, ce qui déterminerait un orifice par lequel l'eau ressortirait ensuite, mais indirectement par la partie postérieure du plancher de la bouche, à travers la musculature de la partie ventrale antérieure.

est stable comme le montre l'expérience suivante : 2 lots de 4 Grenouilles ont été placés en atmosphère saturée pendant plus de 10 jours ; la sécrétion d'urine ayant alors complètement cessé, les Grenouilles du premier lot ont reçu en injection 5 à 6 cm³ d'eau distillée. Cette eau a été éliminée lentement mais complètement au bout de 2 à 3 jours. Les animaux du deuxième lot ont été exposés pendant un temps variable à un courant d'air sec qui leur a fait perdre une nouvelle quantité d'eau, différente pour chacun d'eux ; ils ont alors reçu en injection 5 cm³ d'eau. Si cette quantité était inférieure à celle qui était nécessaire pour que l'animal revienne à son équilibre primitif, il ne se formait qu'une quantité d'urine très faible. Si au contraire elle lui était supérieure, il se formait une quantité d'urine correspondant à peu près à l'excès d'eau injecté. L'examen des chiffres obtenus fait clairement saisir la chose (tableau X).

TABLEAU X.

Poids initial (en g.)	Poids à l'équilibre (en g.)	Quantité d'eau supplémentaire enlevée (en g.)	Quantité d'eau (en g.) éliminée après injection de 5 cm ³ d'eau au bout de :		
			1 j.	2 j.	3 j.
64,7	55,4	7,4	0,3	0,5	0,5
48,5	41,1	6,3	0,4	0,6	0,6
53,2	44,7	3,0	1,3	1,6	1,8
58,0	48,7	2,4	0,8	1,6	2,0
51,5	43,7	0	1,8	3,5	4,7
62,7	53,4	0	2,1	3,9	4,8

L'organisme de la Grenouille a ainsi deux teneurs en eau caractéristiques que je désignerai par les termes de « teneur en eau dans l'eau » et de « teneur en eau dans l'air saturé ». Elles correspondent à des régimes d'équilibre différents des échanges. Le premier est d'ordre dynamique, il correspond à des échanges importants, le deuxième est d'ordre statique, il correspond à des échanges nuls.

2. Il est intéressant de voir comment se fait le passage du premier équilibre au second, d'étudier sa durée et sa vitesse. 8 Grenouilles ont été placées au sortir de l'eau dans

TABLEAU XI.

Poids au sortir de l'eau (en g.)	Quantité d'urine éliminée par jour (en g.)						Quantité d'urine totale (en p. 100 du poids initial)
	le 1 ^{er} j.	du 1 ^{er} au 2 ^e j.	du 2 ^e au 4 ^e j.	du 4 ^e au 6 ^e j.	du 6 ^e au 8 ^e j.	du 8 ^e au 10 ^e j.	
77,0	4,3	1,5	1,3	1,0	0,4		15
94,0	7,0	1,5	1,0	0,8	0,5	0,1	15
75,3	5,3	1,0	0,6	0,5	0,5		13
86,3	6,4	1,3	0,9	0,8	0,6	0,2	16
92,0	6,4	1,7	0,8	0,9	0,7	0,1	15
106,5	10,0	1,4	0,7	1,0	0,7	0	16
87,0	5,7	1,8	0,9	0,5	0,5	0	14
64,4	5,1	1,1	0,8	0,5	0,5	0,1	16
Quantité d'urine moyenne par 24 h. et par g. (en mg.),	75	16,5	11	9,5	4,5	0,5	

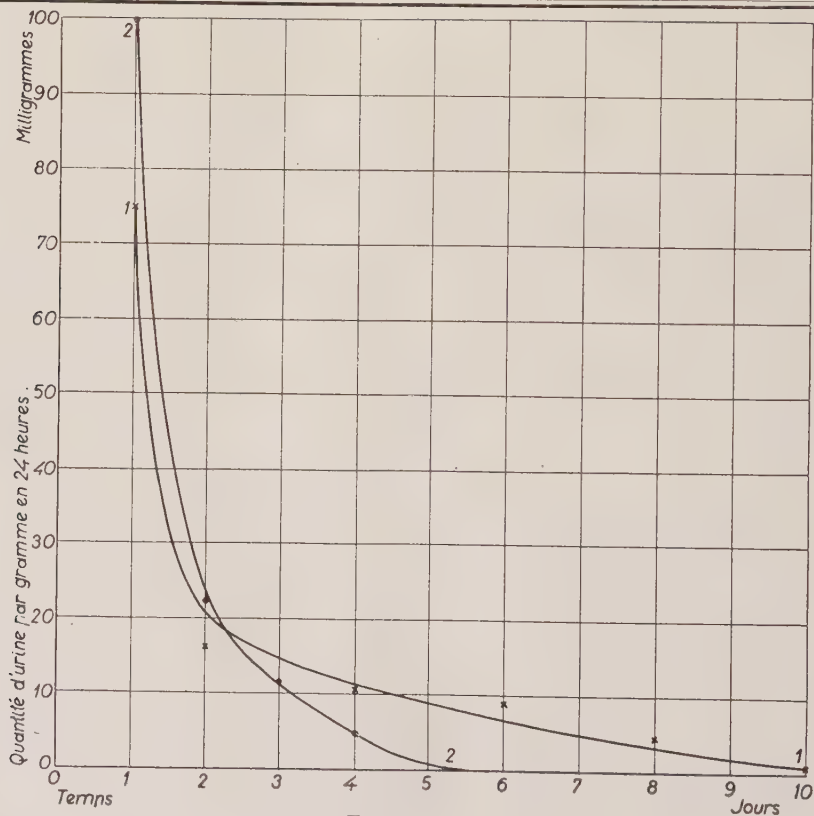


FIGURE 4.

Variation de la quantité d'urine en fonction du temps chez des Grenouilles placées en atmosphère saturée. La courbe 1 correspond au cas d'une Grenouille venant de l'eau, la courbe 2 à celui d'une Grenouille ayant reçu de l'eau en injection sous la peau.

l'air saturé d'humidité et les quantités d'urine émises par chacune d'elles ont été mesurées, toutes les 24 heures au début, toutes les 48 heures par la suite. Les résultats obtenus sont indiqués dans le tableau XI.

La variation de la quantité d'urine en fonction du temps est représentée graphiquement sur la figure 4 (courbe 1). L'animal n'atteint le deuxième équilibre qu'au bout d'un temps relativement long, puisqu'il est égal à une dizaine de jours ; la quantité d'urine éliminée chaque jour Q va constamment en diminuant : très importante le premier jour, puisqu'elle représente à peu près la moitié de l'urine totale, elle est extrêmement faible vers la fin. Elle est ainsi fonction de la teneur en eau de l'organisme, ou plus exactement de la quantité $e = t - t_0$ qui représente l'excès de la teneur en eau de l'organisme sur sa teneur finale d'équilibre. Il est facile de déterminer la forme de cette fonction : les valeurs de e sont aisées à calculer à partir des chiffres du tableau XI où figurent déjà les valeurs de Q . Les résultats sont indiqués dans le tableau XII.

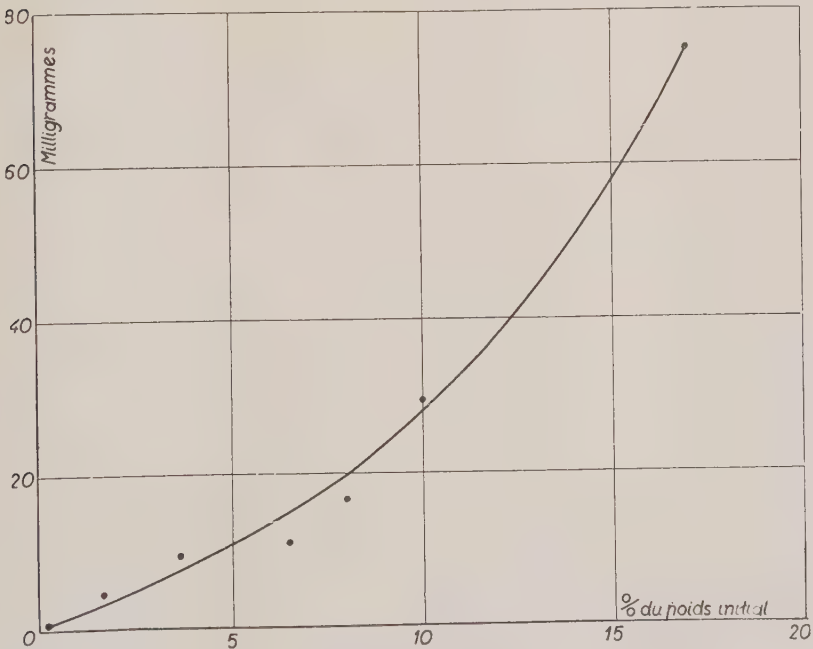


FIGURE 5.

Variation de la quantité d'urine (en 24 heures et par gramme) en fonction de l'excès de la teneur en eau de l'organisme sur sa teneur finale d'équilibre (exprimé en p. 100 du poids initial), chez des Grenouilles placées en atmosphère saturée.

TABLEAU XII.

t (en j).....	0	1	2	4	6	8
e. (en p. 100 du poids final).....	17	8	6,1	3,7	1,7	0,17
Q (en mg.).....	75	16,5	11	9,5	4,5	0,5

Ces chiffres sont reportés sur la figure 5 qu'on doit lire de gauche à droite, c'est-à-dire dans le sens de l'excès d'eau décroissant. La pente de la courbe va constamment en diminuant, ce qui traduit le fait que l'équilibre tend à s'établir de plus en plus lentement au fur et à mesure que l'excès d'eau se rapproche de 0.

3. Le passage du premier équilibre au deuxième correspond à l'élimination d'une quantité d'eau égale à 15 p. 100 du poids de l'animal, cette eau ayant été introduite dans l'organisme d'une façon normale, à travers la peau. La vitesse d'élimination n'est pas la même lorsque l'eau est introduite dans l'organisme par injection. C'est ce que montre l'expérience suivante : des Grenouilles ayant atteint leur teneur en eau d'équilibre en atmosphère saturée ont reçu en injection dans le sac lymphatique ventral une quantité d'eau égale à celle qu'elles avaient perdue depuis leur sortie de l'eau ; l'élimination de cette eau a été suivie en fonction du temps (tableau XIII).

TABLEAU XIII.

Quantité d'eau injectée (en g.)	Poids après injection (en g.)	Eau perdue (en g.)			
		le 1 ^{er} j.	le 2 ^e j.	le 3 ^e j.	le 4 ^e j.
16	103	12	2,4	1,1	0,5
9,5	74,0	6,5	1,3	1	0,4
7,5	59,5	5,5	1,3	0,4	0,2
Perte moyenne par 24 h. et par g (en mg.).....		102	22	11,5	4,6

La courbe correspondante a été tracée sur le même graphique que la courbe normale (figure 4, courbe 2). L'élimination de l'eau introduite par injection est beaucoup plus rapide que celle de l'eau introduite par la peau : dès le 1^{er} jour, 75 p. 100 de l'eau sont éliminés et l'élimination est complète au bout de 5 jours.

4. J'ai déterminé les valeurs des teneurs en eau dans l'eau et dans l'air saturé, pour l'organisme entier et pour un certain nombre d'organes. Ces chiffres ont un double intérêt : ils permettront tout d'abord de savoir si la variation de teneur en eau qui correspond au passage du premier équilibre au deuxième porte d'une façon plus ou moins égale sur tous les organes, ou seulement sur certains d'entre eux ; ils serviront d'autre part de base pour la comparaison avec d'autres animaux et pour les discussions sur les variations de teneur en eau qui vont suivre. Ils peuvent être en effet considérés comme correspondant à des conditions normales pour l'animal : température moyenne, état de nutrition normal (les mesures ont été faites pendant l'été sur des Grenouilles conservées à la température du laboratoire), etc... En ce qui concerne l'organisme entier, la détermination a été faite, pour la teneur dans l'eau, directement sur une série de 8 animaux. Elle a donné les chiffres suivants :

810, 805, 810, 800, 805, 805, 800, 810 ; moyenne 805.

La teneur dans l'air saturé a été calculée à partir de la moyenne ainsi trouvée et de la perte de poids moyenne (15 p. 100) subie par les animaux lors du passage du premier équilibre au deuxième. Si t est la teneur en eau d'un animal à l'état 1, x la teneur en eau à l'état 2, p la variation de poids pour 1000 qui correspond au passage de l'état 1 à l'état 2, on a : $x = 1000 \cdot \frac{t + p}{1000 + p}$ ce qui donne ici $x = 770$. Ce chiffre correspond à une diminution de 18,5 p. 100 de la quantité totale de l'eau de l'organisme.

En ce qui concerne les organes et les tissus, la détermination a été faite sur deux séries de 5 Grenouilles ; elle a porté sur le sang, le cœur, le foie, l'estomac, la rate, les reins, les muscles, la peau et le cerveau. Les résultats des mesures figurent dans le tableau XIV.

TABEAU XIV.

Teneur en eau en p. 100 du poids frais.

	Sang	Cœur	Foie	Estomac	Rate	Rein	Muscle	Peau	Cerveau
Dans l'eau.....	88	82	74	81	77	81	81	77	84
	87	80	73	82	78	84	82	76	85
	88	85	75	84	76	85	82	80	83
	89	84	75	82	75	82	82	76	85
	88	80	72	82	77	81	81	78	86
Moyenne.....	88	82	74	82	77	81	82	77	85
Dans l'air saturé..	85	81	73	78	75	81	78	76	84
	86	82	71	76	76	81	77	75	84
	85	80	72	77	72	79	80	77	85
	86	83	72	78	75	80	77	74	85
	84	80	70	79	76	78	78	74	86
Moyenne.....	85	81	72	78	75	80	78	75	85
Eau perdue en p. 100 de la quantité d'eau initiale	20	—	9,5	18,1	—	18	18,3	10,5	0

La diminution de la teneur en eau, lorsque la Grenouille passe de l'eau dans l'air saturé est générale pour tous les organes étudiés, sauf le cerveau. Elle est particulièrement importante pour le sang et pour les muscles striés ou lisses (estomac). En ce qui concerne le cœur et la rate, les différences trouvées ne sont pas significatives et ne permettent pas de conclusion.

5. Du fait qu'il existe de grandes différences dans la teneur en eau du sang, tout se passe comme si le seuil d'élimination de l'eau par le rein était différent dans l'eau et dans l'air saturé d'humidité, la plus forte teneur en eau des organes dans l'eau pouvant s'expliquer par le fait qu'ils s'imbibent davantage lorsque le sang a une teneur plus élevée, car il existe évidemment un équilibre entre l'eau du sang et celle des organes. Le fait que les deux seuils d'élimination correspondent à des états fonctionnels différents de la peau, le fait aussi que l'élimination de l'eau ne se fait pas de la même manière lorsqu'elle est introduite à travers la peau ou direc-

tement sous la peau, montrent la relation étroite qui existe au point de vue fonctionnel entre la peau et le rein, relation que l'étude des échanges d'eau dans l'air avait déjà mise en évidence.

Si on compare les teneurs en eau des différents organes ou tissus qui figurent dans le tableau XIV à celles des mêmes organes ou tissus chez d'autres Vertébrés, on constate que d'une façon générale elles sont du même ordre de grandeur, sauf en ce qui concerne les muscles et le sang, pour lesquels elles sont plus élevées chez la Grenouille, au moins lorsqu'elle est dans l'eau. C'est ce que montre le tableau XV où figurent les chiffres de teneur en eau d'un certain nombre d'organes chez quelques espèces de Vertébrés, le sang étant mis à part.

TABLEAU XV.

Teneur en eau en p. 100 du poids frais.

	Cœur	Foie	Rate	Rein	Muscle	Cerveau
Homme.....(1)	80	80	86	83	74	82
Chien.....(2)	77	70	78	76	73	—
Lapin.....(2)	—	73	—	77	77	—
Cobaye.....(2)	—	73	77	80	77	—
Rat.....(3)	77	74	77	77	76	82
Pigeon.....(2)	76	71	—	75	71	—
Couleuvre.....(2)	—	—	—	79	—	—
Anguille.....(2)	—	67	—	78	62	—
Lepidosteus.....(4)	—	—	—	—	76	—

(1) Chiffres empruntés à BOTAZZI (1925).
 (2) Chiffres empruntés à MAYER et SCHAEFFER (1914).
 (3) Chiffres empruntés à DONALDSON (1924).
 (4) Chiffres empruntés à TERROINE et COLIN (1926).

Il n'existe d'écart systématique entre ces teneurs et celles de la Grenouille que pour le cœur et les muscles dont les teneurs en eau sont toutes inférieures à celles de la Gre-

nouille. En ce qui concerne le sang, il suffit de se reporter à la liste des teneurs en eau données par KRÜGER (1925) pour s'apercevoir que le sang de la Grenouille est plus riche en eau que celui de tous les autres Vertébrés, mis à part cependant certains Poissons. Voici par exemple quelques chiffres empruntés à cette liste :

Homme	Chien	Rat	Lapin	Pigeon	Poule	Tortue	Carpe	Tanche
79	79	79	82	80	80	78	86	90

Tout se passe comme si le rein de la Grenouille, surtout lorsqu'elle est dans l'eau, maintenait dans le sang une teneur en eau plus forte que chez les autres Vertébrés, sauf peut-être certains Poissons, les teneurs en eau également plus fortes des muscles s'expliquant par le fait que ce sont de tous les organes ceux qui subissent les variations les plus importantes d'imbibition ; ils constituent en quelque sorte le volant d'eau de l'organisme, comme on le verra un peu plus loin. D'autres données peuvent être interprétées en faveur d'une teneur en eau du sang plus élevée chez la Grenouille que chez les autres Vertébrés : sa viscosité est la plus faible de toutes et son point de congélation est le plus élevé de tous, ainsi qu'il résulte des chiffres donnés par KRÜGER. Ces teneurs en eau élevées des muscles et du sang ne sont pas spéciales à la Grenouille parmi les Batraciens. Voici en effet des chiffres relatifs à d'autres espèces :

	<i>Bufo vulgaris</i> (1)	<i>Salamandra maculosa</i> (1)	<i>Hynobius retardatus</i> (2)
Muscle ..	82	82	82
Sang....	88	90	90

(1) Chiffres personnels.
(2) Chiffres de KUSUKI (1935).

Les Batraciens paraissent ainsi se placer à part dans la série des Vertébrés par la teneur anormalement élevée de leur sang en eau.

ACTION DE LA TEMPÉRATURE SUR LA TENEUR EN EAU.

OTT (1924) a signalé que des Grenouilles (*R. pipiens*) ayant hiverné à une température variant de 6° à 12° perdirent 15 p. 100 à 25 p. 100 de leur poids lorsqu'elles furent amenées à 20°. Comme il s'agit évidemment d'une perte d'eau, la teneur en eau des Grenouilles serait ainsi variable avec la température. J'ai cherché à préciser ce fait en effectuant une série de mesures de teneurs en eau à différentes températures.

La plupart de ces mesures ont été faites sur les animaux mêmes qui ont servi aux mesures d'échanges en fonction de la température rapportées plus haut (p. 18). En suivant les variations en fonction du temps du poids de ces animaux qui étaient amenés directement, ainsi que je l'ai dit, à la température de chaque mesure à partir de celle du laboratoire où ils vivaient normalement, j'ai constaté qu'il demeurerait invariable à 25° et à 14°, mais que, à 8°, 3°5 et 0°5, il augmentait jusqu'à un maximum, puis diminuait et se fixait à une valeur qui était toujours supérieure à la valeur initiale correspondant à la température ordinaire. Les nombres qui mesurent la durée de la variation, l'augmentation maximum et l'augmentation finale de poids sont caractéristiques de la température et sont d'autant plus grands que celle-ci se rapproche davantage de 0°. C'est ce que montre le tableau XVI où figurent, outre les nombres relatifs aux séries précédentes, ceux relatifs à une quatrième série placée à 5°.

J'ai essayé de préciser à quelle température comprise entre 14° et 8° le poids commence à augmenter : des Grenouilles placées dans un local dont la température a varié de 10° à 12° n'ont pratiquement pas changé de poids. C'est donc aux environs de 10° qu'il faut placer le point au dessus duquel la teneur en eau reste fixe et au dessous duquel elle augmente.

On peut comme précédemment calculer les différentes valeurs de la teneur en eau globale de l'organisme aux basses températures à partir de la teneur normale déjà connue et de l'augmentation de poids mesurée ; on obtient les chiffres suivants (en p. 1000 au poids frais) à 8° : 810, à 5° : 820, à 3°5 : 830, à 0°5 : 840 ; ce qui correspond à des augmentations de la quantité d'eau du corps égales respectivement à 3 p. 100, 10,5 p. 100, 19 p. 100 et 27 p. 100.

TABLEAU XVI.

Température	8°	5°	3°,5	0°,5
Poids initial (en g.).....	43,2 54,0 55,1	35,3 41,6 44,4	38,6 52,2 55,2	32,5 34,5 40,3
Durée de la variation....	moins de 24 h.	3 j. 2 j. 3 j.	6 j. 7 j. 7 j.	9 j. 9 j. 11 j.
Augmentation de poids maxima (en p. 100 du poids initial).	— — —	15 15 14	20 21 19	30 29 27
Augmentation de poids finale (en p. 100 du poids initial).	1,5 2 2	9,0 11 12	16,0 14 12	22 23 26

La variation de la teneur en eau en fonction de la température est représentée graphiquement sur la figure 6.

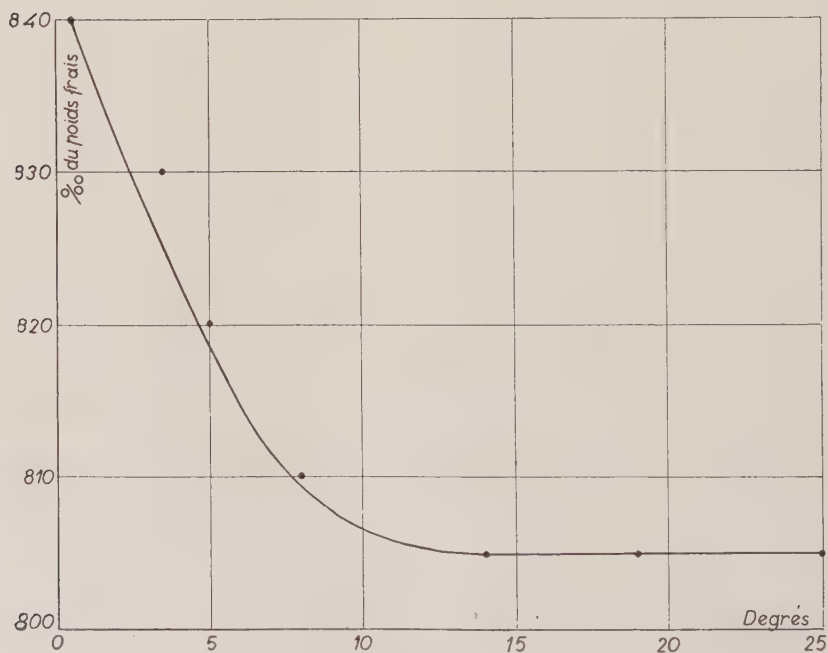


FIGURE 6.

Variation de la teneur en eau en fonction de la température.

Les teneurs en eau partielles n'ont été mesurées que pour l'estomac, le foie, les muscles et le sang et uniquement aux températures de 5° et de 0°5. Les résultats des mesures sont mentionnés dans le tableau XVII en même temps que l'augmentation calculée de la quantité d'eau des organes en p. 100 de la quantité d'eau initiale.

TABLEAU XVII.

Organe.....	Sang		Foie		Estomac		Muscle	
Température	5°	0°5	5°	0°5	5°	0°5	5°	0°5
Teneur individuelle	89	91	77	80	83	86	83	86
	89	90	76	80	82	84	83	85
	90	92	76	81	83	85	84	86
	88	93	77	81	82	84	82	85
	90	90	75	79	84	85	84	87
Moyenne....	89	91	76	80	83	85	84	86
Eau gagnée... (en p. 100 de l'eau initiale)	5	30	11	35	8	24	8	34

L'augmentation de la quantité d'eau paraît assez constante dans les différents organes : elle est plus importante cependant dans les muscles et surtout dans le foie, où elle dépasse l'augmentation de la teneur en eau globale.

Lorsque les animaux sont replacés dans l'eau à température ordinaire, ils perdent rapidement leur excès d'eau et reviennent au bout de deux à trois jours à leur poids initial. C'est le phénomène qui a été observé par OTT.

A toutes les températures, comme à la température ordinaire, il existe deux teneurs en eau d'équilibre. L'écart de ces teneurs est constant, quelle que soit la température, tant qu'elle reste supérieure à 10° (il est égal à environ 4 p. 100 de la teneur la plus forte). Pour les températures inférieures à 10°, il diminue avec la température, comme le montrent les déterminations faites à partir des pertes de poids subies par 2 lots de 5 animaux placés jusqu'à poids constant en atmosphère saturée à 0° et à 5° après séjour dans l'eau à la même température. (Le temps nécessaire pour que l'équilibre fût

atteint a été assez long : en moyenne 12 jours à 5° et 16 jours à 0°5). Les teneurs en eau calculées sont les suivantes :

t = 5°	800	800	805	795	805	Moyenne : 800
t = 0°5	825	825	830	830	825	Moyenne : 825

A 5° l'écart n'est plus que de 2,5 p. 100 à peu près et à 0° de 1,8 p. 100.

ACTION DU JEÛNE SUR LA TENEUR EN EAU.

MAYER et SCHAEFFER (1914), dans leur étude sur les constantes cellulaires, ont noté une augmentation de la teneur en eau après un jeûne prolongé chez différents homéothermes (Lapins, Pigeons). Il n'existe pas de données sur ce sujet relativement aux poïkilothermes. Je donne ici les résultats de quelques mesures faites sur des Grenouilles.

Un lot de 40 Grenouilles a été placé le 17 mai dans de l'eau pure, 10 d'entre elles ayant été pesées et marquées auparavant. Jusqu'au 1^{er} août, soit pendant 2 mois 1/2, elles ne reçurent aucune nourriture. A cette date, 9 d'entre elles seulement vivaient encore, dont 3 de celles qui avaient été marquées. Pesées à nouveau, ces 3 Grenouilles accusèrent des pertes de poids égales respectivement à 13 p. 100, 14,5 p. 100 et 12,6 p. 100. Les 9 survivantes furent toutes sacrifiées, 4 pour la détermination de la teneur en eau globale, 5 pour celle de la teneur en eau des organes. Les résultats des mesures, faites à 18-20°, sont indiqués dans le tableau XVIII.

La teneur en eau globale est bien supérieure à la teneur normale indiquée plus haut (805). L'augmentation est de 6,8 p. 100. Cette augmentation est plus sensible si on l'exprime en pourcentage de la quantité d'eau fixée à 100 grammes de tissu sec (imbibition) : elle est égale alors à 50 p. 100. Puisqu'il en est ainsi, les pertes de poids constatées plus haut représentent la résultante de la perte de poids sec d'une part et de l'augmentation de la teneur en eau d'autre part. Il est facile, à partir du pourcentage de poids frais perdu p et du chiffre moyen de teneur en eau t, de calculer le pourcentage de poids sec perdu x : il est égal à

$$x = 100 \left(1 - \frac{100 - p}{100} \times \frac{1000 - t}{1000 - 805} \right)$$

Dans le cas actuel, on a x = 40. Ceci veut dire que la perte de poids apparente de 13,5 p. 100 correspond en réalité à une perte de poids sec de 40 p. 100.

TABLEAU XVIII.

Teneur en eau en p. 1000 (organisme entier) ou en p. 100 (organes) du poids frais.

	Chiffres individuels					Moyenne	Teneur normale	Augmentation en p. 100 de la teneur initiale
Organisme entier	865	860	860	855	—	860	805	6,8
Cœur	85	86	85	87	86	86	82	4,9
Foie	78	78	78	78	79	78	74	5,1
Estomac	86	86		86	85	86	82	4,9
Rate	82	82	81	82	—	82	78	5,1
Rein	83	84	83	84	83	83	83	0
Muscle	88	86	86	87	87	87	82	6,1
Cerveau	86	85	84	84	86	85	85	0
Sang.	93	95	96	—	93	94	88	7,0

La teneur en eau est supérieure à la teneur normale pour tous les organes sauf le cerveau et les reins. La différence est importante pour les muscles et surtout pour le sang.

Des déterminations faites sur 5 Crapauds (*Bufo vulgaris* Laur.) après 3 mois de jeûne ont fourni des résultats concordants (tableau XIX).

TABLEAU XIX.

	Cœur	Foie	Estomac	Rate	Rein	Muscle	cerveau	Sang
Teneur normale . . .	82	75	81	82	82	82	87	88
Teneur après le jeûne	85	78	85	84	85	86	87	92
Augmentation de la teneur en p. 100.	3,7	4	5	2,5	3,7	4,9	0	4,5

En résumé, le jeûne a pour effet d'augmenter la teneur en eau de l'organisme et cette augmentation porte sur l'ensemble

des organes, sauf une ou deux exceptions ; elle varie de 5 à 7 p. 100. C'est là un résultat qui confirme ceux de MAYER et SCHAEFFER (1914) sur le Lapin et le Pigeon et ceux de TERROINE, BRECHMANN et FEUERBACH (1922) sur la Souris et la Veuve à collier d'or : la variation trouvée est en effet du même ordre de grandeur et elle est surtout considérable pour le muscle.

Ces résultats peuvent s'expliquer par deux causes. La première réside dans le fait que l'organisme inanitié est à peu près complètement dépourvu de graisses ; la teneur en eau de ces dernières étant extrêmement faible, leur disparition entraîne nécessairement une augmentation de la teneur en eau globale qui est ainsi une augmentation fictive et non réelle. Mais on peut calculer que cette cause est insuffisante pour rendre compte de l'augmentation constatée. Prenons par exemple le muscle : il contient de 1,5 à 3,5 p. 100 de graisses dans les conditions normales ; même en admettant que ces graisses disparaissent complètement et que leur teneur en eau soit nulle, on n'obtient qu'une augmentation de teneur de 3,5 p. 100. La deuxième cause, la plus importante, consiste en une augmentation du coefficient lipocylique $\frac{\text{cholestérine}}{\text{acides gras}}$ qui d'après MAYER et SCHAEFFER (1914) est un des facteurs principaux de la teneur en eau des tissus. Ces auteurs ont en effet montré que ce coefficient augmente au cours du jeûne, la proportion des acides gras diminuant, alors que celle de la cholestérine reste constante ou même augmente légèrement. TERROINE (1914) a confirmé ces faits précisément sur la Grenouille rousse : chez les animaux normaux, la teneur en acides gras varie de 6,43 à 17,7 p. 100, chez les animaux inanitiés elle est en moyenne de 4,7 p. 100 ; la teneur en cholestérine reste sensiblement constante et égale à 1,4 p. 100. Ce sont là des chiffres de teneur globale et TERROINE n'a pas donné de chiffres pour les organes chez la Grenouille, mais il a montré que chez le Chien, le Pigeon et le Lapin la plus forte augmentation du coefficient lipocylique se produit dans le muscle, et c'est précisément dans le muscle que nous trouvons la plus grande augmentation de teneur en eau. Tous ces faits autorisent donc à conclure logiquement que chez la Grenouille, comme chez les autres Vertébrés, l'augmentation de teneur en eau est parfaitement explicable par l'augmentation du coefficient lipocylique.

L'action combinée du jeûne et de la température explique les variations saisonnières de la teneur en eau qui ont été constatées par différents auteurs sur des Grenouilles et sur d'autres Batraciens. C'est ainsi que DONALDSON (1910) signale que chez *Rana pipiens* la teneur en eau passe par un minimum en août et septembre et par un maximum en janvier et que KUSUKI (1935) indique que chez un Urodèle, *Hynobius retardatus*, la teneur en eau est de 85,9 p. 100 au printemps, de 80,2 p. 100 au cours de l'été et de 79,6 p. 100 en automne. Le maximum constaté dans l'un ou l'autre cas correspond à un moment où les animaux sont à la fois dans un état de jeûne plus ou moins marqué et exposés à des températures peu élevées, alors que le minimum correspond au contraire à une période où l'organisme est bien nourri et soumis à des températures élevées.

MARGE DE DÉSHYDRATATION ET TENEUR EN EAU MINIMUM.

1. Les Grenouilles placées dans l'air non saturé perdent de l'eau par la peau d'une façon continue. Il est bien connu qu'elles peuvent en perdre une quantité considérable avant de mourir. Elles possèdent une marge de déshydratation qui leur permet de supporter sans dommage des actions desséchantes, pourvu qu'elles ne soient ni trop intenses ni de trop longue durée. Un certain nombre d'auteurs se sont attachés à déterminer cette marge de déshydratation. Ils ont trouvé des valeurs assez différentes qui, exprimées en pourcentage de poids perdu, varient entre 20 p. 100 (DURIG, 1901, JISUKA, 1926) et 40 p. 100 (UEKI, 1924) et même 50 p. 100 (HALL, 1922). Ces différences tiennent vraisemblablement au fait que les procédés de déshydratation employés étaient différents : exposition à un courant d'air plus ou moins rapide (HALL), séjour dans un exsiccateur en présence d'acide sulfurique ou de chlorure de calcium (UEKI, JISUKA), emploi de solutions concentrées de cristalloïdes (DURIG, JISUKA). Le facteur qui semble jouer le rôle principal dans l'existence des différences constatées est la vitesse de déshydratation comme le montre l'expérience suivante :

4 Grenouilles ont été soumises à une déshydratation lente (séjour dans un bocal de verre profond fermé par un grillage métallique) et 4 autres à une déshydratation rapide(expo-

sition au courant d'air d'un ventilateur). Les 4 premières sont mortes au bout de 2 à 3 jours et leurs pertes de poids ont été égales respectivement à 33 p. 100, 36 p. 100, 34 p. 100 et 38 p. 100. Les 4 autres sont mortes en quelques heures après avoir perdu 21 p. 100, 23 p. 100, 28 p. 100 et 26 p. 100 de leur poids. Ces pertes de poids correspondent à des pertes d'eau qui exprimées en p. 100 de la quantité d'eau initiale varient de 41 à 47 p. 100 dans le premier cas et de 26 à 35 p. 100 dans le deuxième cas.

La marge de déshydratation varie donc en sens inverse de la vitesse de déshydratation ; pour une vitesse faible, elle peut atteindre près de 50 p. 100 de la quantité d'eau du corps.

2. Il est intéressant de voir comment la déshydratation retentit sur les différents organes ou tissus, en d'autres termes de rechercher comment varie leur teneur en eau lorsque celle de l'organisme diminue. UEKI (1924) a fourni un certain nombre de renseignements à ce sujet, mais chacun des chiffres qu'il donne ne correspond qu'à un seul animal, ce qui enlève de la précision aux mesures. En opérant différemment, j'ai été conduit à des résultats assez différents de ceux d'UEKI, tout au moins pour certains organes. C'est pourquoi j'ai cru utile de les donner ici. Les mesures ont porté sur un total de 21 animaux qui étaient placés soit dans une cage métallique, soit dans un récipient de verre profond, fermé ou non par un couvercle, de sorte qu'il était possible d'accélérer ou de ralentir et même de supprimer à volonté la déshydratation et d'obtenir pour chaque animal un taux bien déterminé de perte de poids. Les taux choisis ont été 10 p. 100, 15 p. 100, 20 p. 100, 25 p. 100, 30 p. 100 et plus de 30 p. 100. Les animaux ont été ainsi répartis en 6 groupes dont les 5 premiers comprenaient 4 unités et le dernier une seule, une seule Grenouille ayant dépassé le taux de 30 p. 100. Le calcul donne pour les teneurs en eau globales correspondant à chacun des stades de déshydratation indiqués les valeurs 785, 770, 755, 740, 720, 710 p. 1000. Les mesures de teneur en eau des organes ont donné les moyennes qui figurent dans le tableau XX en fonction des différentes teneurs en eau globales ; ce dernier contient également les valeurs normales des teneurs en eau déjà indiquées plus haut, ainsi que le pourcentage maximum d'eau perdue par chaque organe.

TABLEAU XX.

Teneur en eau								Pourcentage maximum d'eau perdue
Organisme entier (en ‰ du poids frais)	805	785	770	755	740	720	710	41
Organes (en ‰ du poids frais)								
Sang.....	88	88	85	85	84	(1)	(1)	—
Cœur.....	82	83	81	82	82	82	81	5
Foie.....	74	74	72	71	71	69	68	25
Estomac.....	82	81	77	75	75	75	73	40
Rate.....	77	74	75	76	78	77	73	23
Rein.....	83	80	79	78	78	78	78	28
Muscle.....	82	81	78	76	76	75	73	40
Cerveau.....	85	85	85	84	85	83	83	12
Peau.....	77	76	75	70	71	69	68	36

(1) La quantité recueillie était trop faible pour permettre une mesure.

Les chiffres de ce tableau ont été reportés sur la figure 7, en abscisses les valeurs décroissantes de la teneur en eau de l'organisme, en ordonnées, de haut en bas, les valeurs décroissantes de la teneur en eau des organes et du sang. Le graphique montre clairement que les organes se comportent différemment en ce qui concerne leur vitesse de déshydratation. Le cœur, le cerveau, la rate gardent une teneur constante presque jusqu'à la fin. Les reins se déshydratent d'abord assez rapidement, puis gardent une teneur constante. Les muscles striés ou lisses (estomac) subissent une déshydratation rapide au début et à la fin, lente au milieu, nulle même pour l'estomac. Le foie et la peau perdent de l'eau d'une façon continue. Il en est de même du sang, dont la quantité devient tellement faible qu'il n'est plus possible de s'en procurer suffisamment pour faire une mesure convenable. Les principales différences avec les résultats de UEKI portent sur le cœur qui d'après lui se déshydraterait très vite au début, et surtout sur le foie pour lequel il indique une teneur en eau constante au début, allant même parfois en augmentant pour des Grenouilles ayant subi une perte de poids de 20 à 25 p. 100.

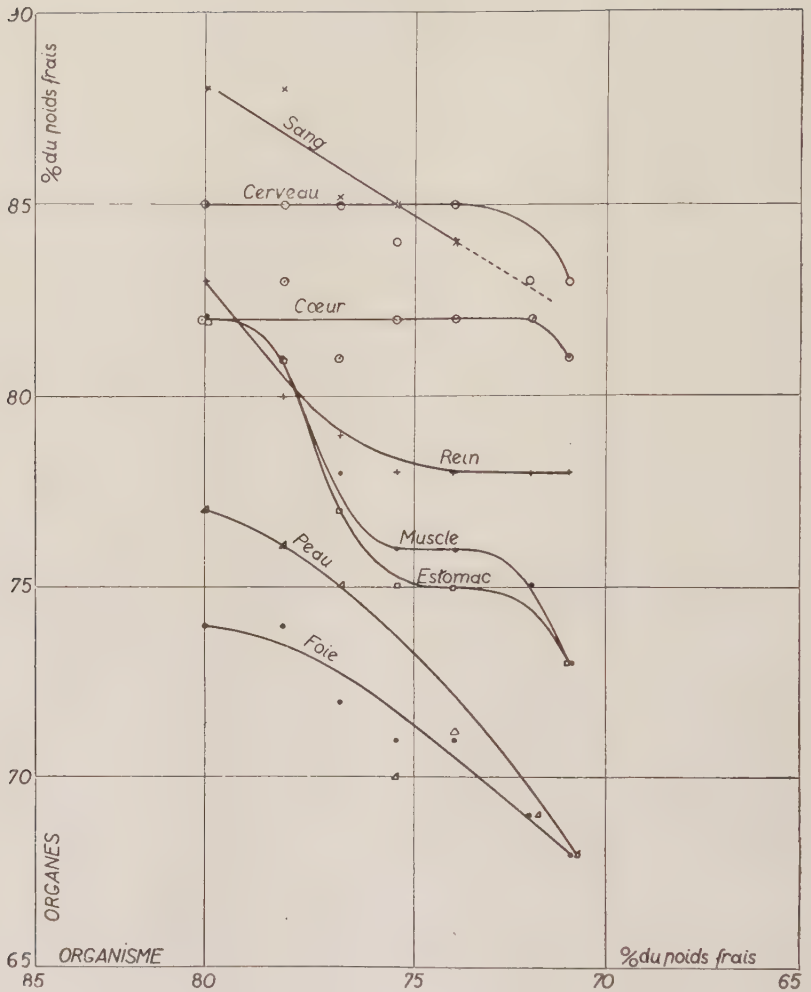


FIGURE 7.

Variation de la teneur en eau des organes en fonction de la teneur en eau décroissante de l'organisme.

En ce qui concerne la quantité totale d'eau perdue, on voit d'après les chiffres de la dernière colonne que les organes où cette quantité est la plus forte sont les muscles striés (40 p. 100), puis la peau (36 p. 100), le foie (25 p. 100) ; le cœur se déshydrate à peine, le cerveau dans des proportions assez faibles. Il est assez curieux de remarquer que ces deux derniers organes sont les plus importants de l'organisme et en

raisonnant du point de vue de l'adaptation, il est tentant de mettre en rapport le fait de leur importance et celui de leur déshydratation presque nulle. En ce qui concerne le sang, la perte maximum n'a pu être déterminée, mais elle est certainement très grande : d'après les mesures faites elle doit être du même ordre que celle de l'organisme dans son entier.

Ces résultats sont en accord avec ceux trouvés par KUSUKI (1935) sur *Hynobius retardatus* où la diminution de teneur en eau est minimum pour le cœur et le cerveau et maximum pour le sang et les muscles, et avec ceux de SMITH et JACKSON (1931) sur *Rana pipiens* où les organes qui perdent le plus d'eau sont le sang, la peau, l'estomac et les muscles, le cœur et le cerveau gardant une teneur sensiblement constante.

La partie la plus importante de l'eau perdue au cours de la déshydratation est fournie par le sang (et la lymphe) et les muscles. Mais ce sont ces derniers qui, par le fait qu'ils constituent la part la plus importante de la masse du corps, jouent principalement le rôle de réserve et de volant d'eau de l'organisme. Pareil fait se retrouve chez les Mammifères : ENGELS (1904) a montré en effet que chez le Chien se sont les muscles qui constituent la réserve d'eau la plus importante de l'organisme. Par contre, en ce qui concerne le sang, les choses se passent différemment : d'après CONHEIM (1909), en effet, il ne perd presque pas d'eau au cours de la déshydratation de l'organisme.

RÉSUMÉ DES CHAPITRES I ET II.

LES GRANDS TRAITS DE L'ÉCONOMIE DE L'EAU CHEZ LA GRENOUILLE VERTE.

I. *Echanges dans l'eau.* — Lorsque la Grenouille verte est plongée dans l'eau, elle est le siège d'un transit d'eau très important (TOWNSON, DURIG) : chez des animaux de poids moyen (une vingtaine de grammes), il passe en 24 heures à travers leur organisme une quantité d'eau égale au tiers de leur poids, ce qui correspond à un renouvellement complet de l'eau du sérum toutes les deux heures et demie.

L'eau pénètre par la peau à l'exclusion de la bouche ; elle est éliminée au fur et à mesure par les reins. L'importance du transit est proportionnelle à la surface du corps, et non au poids, comme l'indique ADOLPH. Ce résultat s'interprète faci-

lement si on fait appel à la notion de similitude biologique, telle qu'elle a été développée par LAMBERT et TEISSIER. L'importance du transit peut être caractérisée par la quantité d'eau absorbée par centimètre carré et par heure, quantité qui peut être désignée sous le nom de pouvoir absorbant de l'animal. Ce dernier dépend de la température : à 18-20°, il est dans les conditions normales égal à 4 mg.,7 ; il est multiplié par 3 environ pour chaque augmentation de température de 10° (l'intérêt de ces mesures apparaîtra dans un chapitre ultérieur).

II. *Echanges dans l'air.* — Dans l'air, la Grenouille verte perd de l'eau à la fois par la peau et par les reins.

1. L'évaporation qui s'effectue à la surface de la peau a la même intensité qu'à la surface d'une masse d'eau libre placée dans les mêmes conditions. C'est donc que la partie superficielle de la peau est imbibée d'eau dont la liaison avec son support est très faible et qui se renouvelle constamment. Le renouvellement se fait par un phénomène purement physique, car il continue à se produire lorsque la peau est privée de circulation et même lorsque l'animal est mort.

La peau ne protège absolument pas la Grenouille contre les pertes d'eau ; elle tend même à les augmenter du fait que sa surface est accrue par l'existence de nombreux tubercules. Ce n'est que lorsque la dessiccation est très rapide que la peau s'oppose dans une certaine mesure à la perte d'eau ; celle-ci cependant reste encore considérable, puisqu'elle peut atteindre près de 50 mg. par heure et par centimètre carré lorsque la Grenouille est placée dans un courant d'air violent (cette quantité représente 10 fois la quantité normalement absorbée dans l'eau). En atmosphère saturée, elle continue à se produire, parce que la température de l'animal est légèrement supérieure à la température ambiante (ADOLPH), mais elle est très faible et peut être considérée pratiquement comme nulle.

2. La quantité d'eau éliminée par les reins en un temps déterminé dépend de la quantité d'eau perdue par la peau pendant le même temps, elle varie en sens inverse de cette dernière. Il y a un mécanisme régulateur qui restreint la perte par les reins lorsque la perte par la peau tend à augmenter : il y a à la fois diminution de la vitesse de perte et augmentation du seuil d'élimination de l'eau, qui peut être défini par la quantité totale d'eau perdue par l'organisme au moment

où les reins cessent de fonctionner, quantité qui est sensiblement constante dans des conditions identiques ; elle est minimum lorsque la perte d'eau par la peau est nulle : elle est égale alors à 15 p. 100 du poids du corps.

III. *Variations de la teneur en eau.* — 1. Il existe à chaque température deux valeurs caractéristiques de la teneur en eau de l'organisme, correspondant à des équilibres d'échanges différents ; l'un qui est d'ordre dynamique avec échanges importants, correspond au séjour de l'animal dans l'eau, l'autre qui est d'ordre statique avec échanges nuls correspond à son séjour dans l'air saturé d'humidité.

2. Ces deux teneurs caractéristiques sont indépendantes de la température, tant que celle-ci est supérieure à 10° ; elles augmentent dans d'assez fortes proportions lorsqu'elle descend au-dessous de 10° : l'augmentation de la quantité d'eau de l'organisme atteint 27 p. 100 à 0°5.

3. Le jeûne influe fortement sur la teneur en eau : après 3 mois de jeûne correspondant à une perte de poids sec de 40 p. 100, la quantité d'eau fixée sur les tissus peut augmenter de 50 p. 100. Cette augmentation est due pour une part à la disparition des graisses, et pour une autre part plus importante à l'augmentation du rapport $\frac{\text{cholestérine}}{\text{acides gras}}$.

4. L'action du jeûne combinée à celle de la température permet d'expliquer les variations saisonnières de la teneur en eau qui ont été signalées par différents auteurs.

5. La Grenouille perdant de l'eau rapidement par la peau, dans l'air non saturé, elle serait exposée à périr rapidement si elle ne pouvait sans dommage subir une déshydratation considérable. La marge de déshydratation, qui a ainsi une signification biologique importante, a été évaluée de façons différentes par les différents auteurs qui l'ont mesurée. En réalité, elle dépend de la vitesse de déshydratation et varie en sens inverse de cette dernière : pour une vitesse de déshydratation faible, elle représente jusqu'à 47 p. 100 de la quantité d'eau normale de l'organisme alors que pour une vitesse de déshydratation élevée elle n'en représente que 25 p. 100.

Les divers organes ont lors de la déshydratation de l'organisme des comportements divers qui ont été analysés pour quelques-uns d'entre eux.

CHAPITRE III.

Etude comparée de l'économie de l'eau chez différentes espèces.

L'étude comparée de l'économie de l'eau chez les différentes espèces de Batraciens est intéressante à plus d'un titre. D'abord au point de vue zoologique pur, on peut se demander si elle garde sensiblement les mêmes caractéristiques dans tout le groupe, ou bien si elle subit des variations importantes. Il y a donc lieu d'examiner d'une part des espèces voisines, d'autre part des espèces éloignées dans la classification. Mais, surtout, cette étude a une certaine utilité au point de vue biologique. Les Batraciens ont en effet des rapports très variés avec l'eau. Si la Grenouille verte qui a été étudiée dans les chapitres précédents a des mœurs surtout aquatiques, s'éloignant peu de l'eau et pour des intervalles de temps assez courts, il est des espèces, pour ne parler que de celles qui sont indigènes, qui sont essentiellement terrestres (la plupart des Crapauds, les Salamandres) et d'autres qui mènent une vie aquatique pendant une partie de leur vie, terrestre pendant une autre (différentes espèces de Tritons). On peut supposer qu'à des conditions de vie aussi différentes correspondent des économies de l'eau également différentes. Pour prendre un exemple, une des caractéristiques de l'économie de l'eau chez la Grenouille est la perte d'eau intense qu'elle subit lorsqu'elle se trouve dans l'air non saturé, ce qui lui interdit de rester trop longtemps dans des endroits secs, malgré la marge importante d'hydratation qu'elle possède. Il est possible que chez des espèces à vie terrestre la grandeur de la perte d'eau par la peau soit inférieure à ce qu'elle est chez la Grenouille verte, et qu'elles se trouvent ainsi plus indépendantes de l'humidité du milieu. Une telle étude, pour être complète, demanderait l'examen d'un grand nombre d'espèces. Il est tout de même possible d'avoir des indications inté-

ressantes, pratiquement suffisantes, en s'adressant à un petit nombre d'espèces convenablement choisies.

Les espèces que j'ai étudiées, en tenant compte des deux points de vue qui viennent d'être indiqués, sont les suivantes : la Grenouille rousse (*Rana temporaria* L.), espèce très proche de la Grenouille verte, à mœurs sensiblement analogues quoique moins aquatiques, le Crapaud vulgaire (*Bufo vulgaris* Laur.), qui appartient comme les Grenouilles au groupe des Anoures, mais dont les mœurs sont franchement terrestres, car il ne va à l'eau qu'au moment de la reproduction, le Triton marbré (*Triton marmoratus* Latr.) et la Salamandre tachetée (*Salamandra maculosa* Laur.) qui appartiennent au groupe tout différent des Urodèles. La première de ces espèces a une vie aquatique pendant une longue période de l'année, terrestre pendant une autre période, la seconde une vie presque uniquement terrestre (seule la femelle va à l'eau pour y déposer les jeunes).

Je ferai également état d'un certain nombre de données qui existent dans la littérature et qui sont relatives aux espèces précédentes ou à d'autres.

LES ÉCHANGES DANS L'EAU.

La comparaison de ces échanges dans les différentes espèces revient à déterminer pour chacune d'elles leur pouvoir absorbant, tel qu'il a été défini plus haut pour la Grenouille verte. La méthode employée est la même que celle qui a été utilisée pour cette dernière espèce : ligature de l'anus et mesure de l'augmentation de poids au bout de plusieurs heures de séjour dans l'eau, le chiffre trouvé étant ramené ensuite à l'unité de surface et à l'unité de temps. La surface a été calculée comme chez la Grenouille en fonction de la puissance $2/3$ du poids. Le calcul préalable des coefficients de proportionnalité entre la surface (1) et la puissance $2/3$ du poids a donné les valeurs approximatives suivantes : *R. temporaria* 9, *B. vulgaris* 6, *T. marmoratus* 4, *S. maculosa* 3,5. Les mesures d'échanges qui ont toutes été faites à la température du laboratoire ont fourni les chiffres qui sont indiqués dans le tableau XXI (dans

(1) Les mesures de surfaces nécessaires au calcul de ces coefficients ont été faits par le même procédé que pour la Grenouille verte, bien qu'avec beaucoup moins de facilité, la peau étant plus difficile à séparer du corps, surtout chez le Triton et la Salamandre.

ce tableau, comme dans le tableau XXIII, figurent pour la comparaison les valeurs moyennes trouvées sur la Grenouille verte) :

TABEAU XXI.

	Poids (en g.)	Surface (en cm ²)	Augmen- tation de poids constatée (en g.)	Durée de l'expé- rience (en h.)	Pouvoir absorbant (en mg.)
<i>R. temporaria</i>	4,0 7,1 8,3 14,2 13,0	22,5 33,3 36,9 53,1 49,5	0,5 1,8 1,9 2,3 2,2	2,5 5,0 » » »	9 9 9,5 8,5 9 Moy. : 9
<i>B. vulgaris</i>	24,4 15,5 30,3 15,2 24,5	50,4 37,2 58,2 36,6 50,4	2,6 1,9 3,4 2,5 2,7	2,5 » » » »	21 20 23 27 21 Moy. : 22
<i>T. marmoratus</i> ...	4,2 4,5 5,6 6,8	10,4 11,0 12,8 14,4	0,5 0,5 0,6 0,7	8 » » »	6,0 5,5 6,5 6,0 Moy. : 6
<i>S. maculosa</i>	15,2 28,5 14,7 21,4	21,4 32,6 21,0 27,0	1,1 1,6 1,1 1,4	3 » » »	17,0 16,5 17,5 17,5 Moy. : 17
<i>R. esculenta</i>	—	—	—	—	— Moy. : 4,7

La valeur du pouvoir absorbant est très variable suivant les espèces. Elle est sans rapport avec la classification, puisque chez *R. temporaria* elle est le double de ce qu'elle est chez *R. viridis*, alors que chez *T. marmoratus* elle en est très voisine. Elle paraît être en rapport dans une certaine mesure avec le genre de vie : chez les animaux à mœurs terrestres (Salamandre et surtout Crapaud), elle est de 4 à 5 fois supérieure à ce qu'elle est chez les animaux à mœurs aquatiques (Triton et Grenouille verte).

LES ÉCHANGES DANS L'AIR.

J'ai montré que la Grenouille verte, lorsqu'elle est dans l'air, perd de l'eau, non seulement par la peau, mais par les reins, du moins tant que la perte par la peau n'est pas trop importante et pendant un certain temps seulement. Si la perte par la peau est générale dans les diverses espèces, la perte par les reins ne l'est pas. ADOLPH (1927) signale que chez *R. pipiens* la formation d'urine cesse dès que l'animal est hors de l'eau. Parmi les espèces que j'ai étudiées, *R. temporaria* se conduit comme *R. esculenta* et élimine une certaine quantité d'eau par les reins après qu'elle a quitté l'eau (en atmosphère saturée,

TABLEAU XXII.

	Poids (en g.)	Surface (en cm ²)	Perte de poids constatée (en g.)	Durée de l'expérience (en h.)	Perte d'eau par cm ² et par heure (en mg.)
<i>R. esculenta</i>	35,5	103,5	1,0	3,25	2,9
	42,9	117,2	1,2	»	3,1
	51,3	132,0	1,4	»	3,2
	34,1	100,8	0,9	»	2,7
	47,4	125,7	1,2	»	3,0 Moy. : 3,2
<i>R. temporaria</i>	31,8	90,0	0,85	3,25	2,9
	30,6	88,2	0,95	»	3,1
	31,7	90,0	0,85	»	2,7
	43,0	109,8	1,15	»	3,0
	33,8	93,6	1,0	»	3,1 Moy. : 3,0
<i>B. vulgaris</i>	23,7	49,2	1,2	10	2,4
	25,6	52,2	1,2	»	2,3
	18,5	37,8	1,0	»	2,6
	31,4	60,0	1,3	»	2,5
	17,5	40,7	0,9	»	2,2 Moy. : 2,4
<i>T. marmoratus</i>	11,6	20,4	0,45	7	3,2
	14,2	23,2	0,5	»	3,1
	13,3	22,4	0,45	»	2,8
	9,5	18,0	0,45	»	3,4
	15,7	25,3	0,60	»	3,3 Moy. : 3,2
<i>S. maculosa</i>	22,8	28,0	0,9	10	3,3
	17,5	24,0	0,75	»	3,2
	19,4	25,2	0,80	»	3,1
	27,1	31,8	0,85	»	2,9 Moy. : 3,1

elle perd comme *R. esculenta* environ 15 p. 100 de son poids de cette façon) ; *T. marmoratus* en élimine une quantité peu importante le premier jour, de l'ordre de 0 g.,2 à 0 g.,4 pour des animaux pesant de 6 à 9 g., soit à peu près 4 p. 100 du poids, puis cette élimination cesse dès le second jour ; *B. vulgaris* en émet également une petite quantité le premier jour, de 0 g.,5 à 0 g.,7 pour des animaux pesant de 25 à 38 g., soit environ 2 p. 100 du poids, et pas du tout ensuite ; *S. maculosa* ne produit aucune trace d'urine.

En ce qui concerne la perte d'eau par la peau, on a vu qu'elle varie dans de fortes proportions avec les conditions extérieures, il est donc nécessaire d'opérer dans des conditions identiques pour toutes les espèces pour que la comparaison soit valable. Ces conditions étaient définies par le fait que les animaux étaient tous placés dans des cages à parois de treillis métallique, dispositif qui a été employé pour le lot numéro 3 de *R. esculenta* dans l'expérience relatée page 25. Le tableau XXII contient les résultats des mesures.

Les pertes d'eau par la peau chez les différentes espèces sont sensiblement les mêmes que chez la Grenouille verte, sauf chez le Crapaud où elles sont inférieures; donc, comme chez la Grenouille verte, la peau ne s'oppose pas aux pertes d'eau et joue simplement le rôle d'une surface d'évaporation, même chez les espèces terrestres. Seul parmi ces dernières, le Crapaud montre une indication d'adaptation à une réduction de la perte d'eau.

MARGE DE DÉSHYDRATATION.

On sait que la marge de déshydratation varie avec la vitesse de dessiccation. Elle a été mesurée uniquement pour une vitesse de dessiccation faible, c'est-à-dire sur des animaux placés dans les mêmes conditions que pour la mesure des échanges d'eau dans l'air. Les mesures ont donné les résultats indiqués dans le tableau XXIII.

De ce tableau il ressort que la marge de déshydratation est plus forte dans les espèces terrestres que dans les espèces aquatiques : de 58 à 61 p. 100 pour *B. vulgaris* et de 54 à 60 p. 100 pour *S. maculosa* contre 45 à 55 p. 100 pour *T. marmoratus*, 39 à 46 p. 100 pour *R. temporaria* et 41 à 47 p. 100 pour *R. esculenta*. Les teneurs en eau initiales sont sensible-

ment les mêmes, un peu plus faibles cependant pour *T. marmoratus*, mais les teneurs minima sont variables.

TABLEAU XXIII.

	Poids frais (en g.)	Poids à la mort (en g.)	Poids sec (en g.)	Teneur en eau normale (en p. 1000 du poids frais)	Teneur en eau minima (en p. 1000 du poids frais)	Pourcen- tage de perte d'eau
<i>R. temporaria</i> ,	43,3 38,9 24,9 30,9 39,9	29,3 23,8 15,7 20,5 27,0	9,0 7,3 4,8 6,2 7,9	790 810 805 800 800	695 695 695 700 705	39 46 45 42 40
<i>B. vulgaris</i>	29,2 41,0 37,6 37,4	15,8 21,2 19,6 19,8	5,5 7,4 7,0 7,0	810 820 810 810	650 650 640 640	61 60 58 58
<i>T. marmoratus</i> , . . .	6,85 10,90 9,85 6,80 6,95	4,05 6,85 6,45 3,90 4,15	1,40 2,65 2,20 1,35 1,65	790 760 780 800 760	635 615 660 650 610	52 50 45 55 51
<i>S. maculosa</i>	32,0 19,5 26,8 19,1 26,2	17,7 10,6 14,4 10,2 13,8	6,7 3,8 5,2 3,7 5,3	780 805 810 805 800	620 640 630 640 620	54 58 60 58 59
<i>R. esculenta</i>	—	—	—	—	—	de 41 à 47

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

1. Au point de vue systématique, on ne constate pas de relation entre l'économie de l'eau dans les différentes espèces de Batraciens et la place de ces dernières dans la classification : les espèces voisines peuvent présenter des différences importantes, alors que dans des espèces éloignées, ces différences peuvent être faibles. Les variations sont purement spécifiques.

2. Au point de vue biologique, on n'observe pas de grandes différences entre les espèces à mœurs aquatiques et les espèces

à mœurs terrestres. Cependant la valeur du pouvoir absorbant est plus faible dans les espèces aquatiques que dans les espèces terrestres, et ceci peut être considéré comme une adaptation des premières à une diminution du transit d'eau. La marge de déshydratation est plus grande dans les espèces terrestres, ce qui peut être également interprété comme une adaptation de celles-ci à leur milieu, où elles sont exposées à subir des déshydratations importantes.

3. Malgré les variations quantitatives qu'elle présente, l'économie de l'eau conserve la même physionomie dans tout le groupe des Batraciens et l'analyse qui en a été faite pour la Grenouille verte est valable pour les autres espèces. Elle est essentiellement caractérisée par un passage très facile de l'eau à travers la peau, aussi bien dans le sens de l'entrée lorsque les animaux sont dans l'eau, que dans le sens de la sortie lorsque les animaux sont hors de l'eau, et aussi par une grande variabilité de la teneur en eau de l'organisme.

4. Les Batraciens se différencient ainsi complètement des autres Vertébrés terrestres. En effet, chez ces derniers, les téguments sont très peu perméables ou imperméables à l'eau, de telle sorte que la perte par la peau (en dehors de celle qui correspond chez certains à l'élimination de la sueur) est très faible. Plongés dans l'eau, ils n'en absorbent pratiquement pas par leur surface externe. Enfin leur teneur en eau est à peu près fixe, ils ne peuvent supporter sans dommage des déshydratations un peu importantes.

Les Batraciens sont au point de vue écologique sous la dépendance de leur peau, en ce sens qu'ils ne peuvent vivre que dans des lieux humides. Ils ne sont pas réellement adaptés à la vie terrestre.

CHAPITRE IV.

Les variations de l'économie de l'eau au cours du développement de la Grenouille verte.

Au cours de son développement, la Grenouille verte contracte des rapports différents avec l'eau. Durant toute la période de croissance larvaire, à l'état de têtard, et jusqu'à l'achèvement de la métamorphose, c'est un animal entièrement aquatique ; après, il mène une vie tantôt aquatique et tantôt terrestre. Bien que les études faites sur des espèces adultes menant des genres de vie dissemblables n'aient pas montré beaucoup de différences dans l'économie de l'eau, on peut supposer que de telles différences existent entre le têtard et la Grenouille adulte, et qu'elles apparaissent plus ou moins graduellement au cours de la métamorphose. J'étudierai donc dans ce chapitre l'économie de l'eau chez le têtard avant et pendant la métamorphose, en conservant les mêmes divisions que dans le chapitre précédent, c'est-à-dire en étudiant d'abord les échanges d'eau (uniquement dans l'eau, puisque le têtard ne vit pas hors de l'eau), puis les variations de la teneur en eau.

Les mesures ont été faites sur des têtards pris dans la nature, toujours dans le même étang, de juin à août. Les premiers stades du développement ont été laissés de côté, les animaux les plus jeunes étudiés étant âgés d'environ 8 à 10 jours (à dater de l'éclosion). Je désignerai sous le terme général de stades I les différentes étapes de la croissance antérieures à l'apparition des pattes postérieures, étapes qu'il est difficile de repérer d'une façon précise et qui ne peuvent guère être définies que par un poids moyen ; elles seront désignées par des chiffres 1, 2, 3, etc... A partir du moment où apparaissent les pattes postérieures, il est facile de repérer un

certain nombre de stades dont la succession et les caractéristiques sont les suivantes :

- Stade II. — Apparition des pattes postérieures.
- Stade III. — Apparition des pattes antérieures.
- Stade IV. — Pattes antérieures et postérieures bien développées, queue non régressée.
- Stade V. — Queue en régression.
- Stade VI. — Queue complètement régressée.

Les pesées ont été faites au 1/10 de milligramme pour les poids secs, et au 1/2 centigramme pour les poids frais (l'expérience montre qu'il est possible d'obtenir cette précision, lorsqu'on effectue une série de pesées successives sur un têtard plongé dans l'eau à plusieurs reprises et essuyé chaque fois soigneusement avec du papier filtre). Les mesures ont été effectuées à des températures variant de 18 à 22°.

LES ÉCHANGES DANS L'EAU.

On sait que la Grenouille adulte plongée dans l'eau n'en absorbe pas par la bouche. Il n'en est pas de même pour les têtards comme le montrent les chiffres du tableau XXIV relatifs à deux séries de têtards appartenant au stade I laissés dans l'eau pendant 5 heures, les uns et les autres avec l'anus lié, mais dont les premiers avaient la bouche libre, les seconds la bouche liée.

TABLEAU XXIV.

Têtards à bouche libre	poids initial..... (en mg.)	735	620	575	750	640
	poids final.. ... »	840	710	670	855	740
	augmentation de poids..... »	105	90	95	105	100
Têtards à bouche liée	poids initial.... (en mg.)	765	700	820	545	675
	poids final »	825	750	870	600	730
	augmentation de poids..... »	60	50	50	55	55

L'augmentation de poids des têtards à bouche libre est sensiblement le double de celle des têtards à bouche liée : la quantité d'eau absorbée par la peau ne représente donc que la moitié à peu près de la quantité d'eau qui pénètre dans le corps, en un temps déterminé. Ce fait s'observe jusqu'à la fin de la métamorphose : des têtards pris au stade V et qui avaient la bouche et l'anus lié ont absorbé au bout d'une heure 12 milligrammes d'eau en moyenne, alors que des témoins de même stade à anus seul lié en ont absorbé 20 milligrammes.

Pour comparer la valeur du transit d'eau par la peau à sa valeur chez la Grenouille adulte, il est nécessaire de ramener le transit à l'unité de surface et à l'unité de temps, c'est-à-dire de calculer le pouvoir absorbant et par suite de déterminer la valeur de la surface de la peau. On ne peut faire cette détermination d'une façon directe comme chez la Grenouille adulte, parce qu'on ne peut pas séparer la peau du corps, mais on peut l'effectuer par le calcul avec une approximation suffisante de la façon suivante : le têtard peut être considéré au point de vue géométrique comme formé par un ellipsoïde de révolution qui constitue le corps proprement dit, et par un triangle qui est la queue. La surface de la peau est ainsi égale à la somme de la surface d'un ellipsoïde et de celle de deux triangles égaux. La surface de la queue se calcule directement à partir des nombres qui mesurent sa longueur et sa largeur à la base, celle de l'ellipsoïde se détermine graphiquement à partir des longueurs qui mesurent ses deux axes. La surface totale est ensuite ramenée à la puissance $\frac{2}{3}$ du poids. Le tableau XXV donne les résultats des mesures faites sur 4 animaux.

TABLEAU XXV.

Poids frais (en g.)	Puissance $\frac{2}{3}$ du poids	Dimensions du corps (en cm)	Dimensions de la queue (en cm)	Surface (en cm ²)	Rapport $\frac{S}{p^{\frac{2}{3}}}$
0,174	0,31	1,0 — 0,6	1,7 — 0,5	2,3	7
0,238	0,39	1,1 — 0,7	2,1 — 0,6	2,9	7,5
0,357	0,50	1,2 — 0,7	2,2 — 0,6	3,5	7,0
0,543	0,67	1,4 — 0,8	2,4 — 0,8	5,1	7,5

On peut adopter 7 comme valeur approchée du coefficient de proportionnalité entre la surface et la puissance $2/3$ du poids. En appliquant cette valeur aux animaux de la série II on obtient les résultats du tableau XXVI.

TABLEAU XXVI.

Puissance $2/3$ du poids (en g.).	0,83	0,79	0,88	0,67	0,77
Surface (en cm ²)	5,8	5,5	6,1	4,6	5,3
Pouvoir absorbant (en mg.) . . .	2,0	1,5	1,2	2,0	2,0

Le pouvoir absorbant est inférieur à la moitié de celui de la Grenouille adulte, qui est égal à 4 mg.,7. Il subit au cours de la métamorphose une variation importante, jusqu'à atteindre à la fin de celle-ci une valeur de peu inférieure à celle de la Grenouille adulte. C'est ce que montre le tableau XXVII.

TABLEAU XXVII.

	Poids (en g.)	Puissance $2/3$ du poids	Surface (en cm ²)	Augmentation de poids en 3 h.,5 après ligature de l'anus (en mg.)	Pouvoir absorbant (en mg.)
Stade II	2,130	1,66	11,6	80	2,0
	1,875	1,52	10,6	75	2,0
	1,960	1,56	11,0	95	2,5
Stade IV	2,900	2,05	14,3	195	3,6
	2,545	1,86	13,0	155	3,2
	2,635	1,90	13,3	165	3,6
Grenouilles après la métamorphose	1,40	1,25	10,0	145	4,1
	2,25	1,70	13,5	195	4,1
	2,10	1,60	13,0	165	3,6

Le pouvoir absorbant est encore au stade II sensiblement le même qu'au stade I, il augmente d'une façon assez importante entre le stade II et le stade IV, c'est-à-dire entre le moment où apparaissent les pattes postérieures et celui où les quatre pattes sont complètement développées.

LES VARIATIONS DE LA TENEUR EN EAU.

1. On sait que le têtard au début de son développement fixe une quantité considérable d'eau et que celle-ci arrive à constituer plus de 90 p. 100 du poids du corps. DAVENPORT (1897) le montra pour la première fois et depuis le fait a été étudié et confirmé par un grand nombre de chercheurs : SCHAPER (1905), BIALASZEWICZ (1912), BACKMANN et RÜNNSTROM (1912), BACKMANN et SUNDBERG (1912), KRIEZENECKI et PETROF (1926), VOSS (1926), FAURÉ-FRÉMIET et DRAGOIU (*in* FAURÉ-FRÉMIET, 1925). Ces derniers auteurs, en particulier, en plaçant des têtards au jeûne dans l'eau pure sitôt après l'éclosion, ont montré que leur croissance se poursuit dans ces conditions pendant une dizaine de jours, puis se ralentit au 12^e jour. Il est évident que cette croissance correspond uniquement à une absorption d'eau. La quantité d'eau rapportée à la masse totale de substance sèche passe de 57,8 p. 100 à 94,7 p. 100. D'après eux, cette augmentation est due pour une grande part à la transformation progressive du vitellus, substance peu hydratée (7 p. 100 d'eau) en protoplasme fortement hydraté. Cependant SCHAPER a montré par l'examen de coupes histologiques qu'une grande partie de cette eau doit se trouver entre les cellules.

Effectivement, le têtard renferme une quantité de lymphe importante qui remplit les espaces sous-cutanés et la cavité générale. Il est facile de déterminer cette quantité en faisant une ouverture dans la paroi ventrale du têtard de façon à faire écouler la lymphe au dehors. Aussi, dans ce qui suit, la distinction sera toujours faite entre l'eau de la lymphe (qui se confond pratiquement avec la lymphe totale) et l'eau liée plus ou moins étroitement aux tissus, qu'elle soit intra ou intercellulaire, la séparation entre ces deux dernières catégories étant évidemment impossible.

Je n'ai pas jugé utile de revenir sur le fait de l'augmentation de teneur en eau dans les premiers stades du développement qui a été bien étudié, comme je viens de le rappeler. Je me suis seulement intéressé au phénomène de la déshydratation progressive du corps qui se produit à partir d'un certain stade de la métamorphose, phénomène qui a déjà été étudié par SCHAPER mais d'une façon peu précise. J'ai donc mesuré les variations de la teneur en eau au cours du déve-

loppement du têtard jusqu'à la fin de la métamorphose, mais seulement à partir du stade larve de 8 à 10 jours. Les mesures ont été faites pour tous les animaux des stades I globalement sur des groupes de 3 individus, pour ceux des stades postérieurs sur des groupes de 2 animaux seulement. Les résultats figurent dans le tableau XXVIII (les poids sont rapportés à un individu).

TABLEAU XXVIII.

	Poids frais (en mg.)	Poids sec (en mg.)	Poids de la lymphe (en mg.)	Teneur globale en eau (en p. 100 du poids frais)	Teneur en eau des tissus (en p. 100 du poids frais)	Quantité de lymphe en p. 100	
						du poids frais	de l'eau totale
Stade I ₁ .	108	9	26	92	89,0	24	26
Stade I ₂ .	225	17	46	92	89,0	20	22
Stade I ₃ .	407	33	67	92	90,0	16	18
Stade I ₄ .	830	69	113	92	90,5	13	15
Stade II.	1.895	159	167	92	91,0	9	9,5
Stade III	2.375	261	77	89	88,5	3,2	3,7
Stade IV	2.280	311	89	86	85,5	3,9	4,5
Stade V	1.915	286	64	85	84,0	3,3	4
Stade VI	1.468	249	65	84	83,0	4,2	5

Au stade le plus jeune considéré, la teneur en eau globale a déjà atteint son maximum (92 p. 100) ; elle se maintient à cette valeur jusqu'au stade II, c'est-à-dire pendant presque toute la période de la croissance larvaire (le poids sec passe pendant cette période de 9 mg. à 159 mg., donc augmente de 18 fois sa valeur). Mais si on considère les deux catégories d'eau que j'ai distinguées, on voit que les choses ne sont pas aussi simples. Pendant toute cette période en effet, l'eau fixée sur les tissus augmente d'une façon continue et passe de 89 p. 100 à 91 p. 100, alors que l'eau de la lymphe diminue constamment, d'une façon assez considérable : représentant 24 p. 100 du poids total et 26 p. 100 de l'eau totale au début, elle n'en représente plus respectivement que 9 p. 100 et 9,5 p. 100 à la fin.

A partir du stade II, c'est-à-dire à partir du moment où les pattes postérieures commencent à apparaître, la teneur en eau globale et la teneur en eau des tissus diminuent jusqu'à la fin de la métamorphose, respectivement de 92 p. 100

à 84 p. 100 et de 91 p. 100 à 83 p. 100. L'eau de la lymphe décroît d'une façon constante jusqu'au stade III, cesse de décroître à ce moment pour garder une valeur constante jusqu'à la fin.

La variation la plus importante a lieu entre le stade II et le stade IV et c'est précisément entre ces 2 stades que le pouvoir absorbant augmente rapidement (p. 62). Ainsi cette période qui est marquée par d'importants changements morphologiques correspond aussi à de profondes modifications dans l'économie de l'eau.

Après la métamorphose, la teneur en eau continue à diminuer d'une façon constante. J'ai déjà indiqué dans un chapitre précédent que la teneur en eau globale d'animaux dont le poids varie entre 25 et 35 grammes est de 80,5 p. 100, alors que nous venons de voir qu'elle est de 84 p. 100 pour des Grenouilles à la métamorphose. Des mesures faites sur des animaux plus jeunes ont donné des chiffres intermédiaires entre les deux précédents. Un premier lot de 5 Grenouilles dont le poids variait entre 3,5 et 5 grammes (moyenne 4 g.,5) avait une teneur en eau moyenne égale à 83 p. 100. Un deuxième lot de 8 animaux dont le poids variait entre 10 et 12,5 grammes (moyenne 11 g.) avait une teneur égale à 81,5 p. 100. Ces Grenouilles ayant été ramassées dans la nature, leur âge exact n'a pu être déterminé, mais d'après les époques où elles ont été recueillies et d'après les données qu'on peut trouver dans la littérature relativement aux variations de poids des Grenouilles au cours de leur vie, on peut attribuer à celles du premier lot un âge approximatif de 6 mois, à celles du deuxième lot un âge approximatif de 1 an et demi ; quant à celles pesant 25 à 35 grammes, elles étaient certainement âgées de plusieurs années.

2. La diminution de la teneur en eau avec l'âge est un phénomène bien connu, général dans le monde animal, elle est un signe de vieillissement des organismes. Elle commence bien avant que la croissance ne soit terminée, précédée ou non par une période plus ou moins longue pendant laquelle la teneur peut augmenter ou rester constante. Il existe une façon commode de représenter cette déshydratation au cours de la croissance, c'est d'exprimer la variation de poids sec en fonction du poids frais. On constate alors que, d'une façon très générale, le poids frais et le poids sec sont liés par une

relation d'allométrie de la forme $y = b x^{\alpha}$ dans laquelle b et α sont des constantes (on sait, surtout depuis les travaux de HUXLEY et de TEISSIER (1), qu'une relation de cette forme

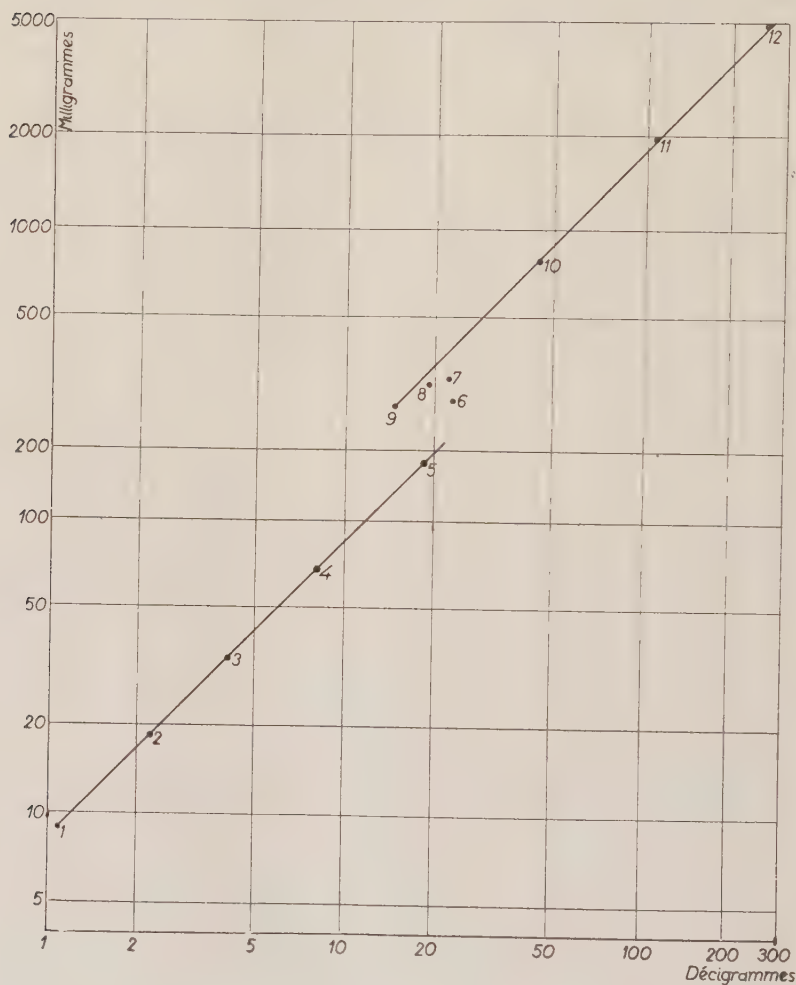


FIGURE 8.

Variation du poids sec en fonction du poids frais au cours de la vie de la Grenouille verte (coordonnées logarithmiques).

lie les variations relatives de la plupart des constituants morphologiques d'un organisme et aussi de la plupart des consti-

(1) Une mise au point de ces travaux existe dans HUXLEY (1932).

tuants chimiques au cours de la croissance). NEEDHAM (1934) a rassemblé dans une revue d'ensemble la plupart des données numériques relatives à la variation de la teneur en eau au cours de la croissance et il a déterminé chaque fois les valeurs de α . Il ressort de son exposé que α est sensiblement constant à l'intérieur d'un grand groupe. Par exemple, utilisant pour les Batraciens les chiffres de VON BEZOLD (1857), il trouve pour *Rana temporaria* $\alpha = 1,07$, pour *Bombinator igneus* $\alpha = 1,15$, pour *Triton cristatus* $\alpha = 1,07$. Les chiffres que j'ai donnés plus haut pour *R. viridis* fournissent une valeur très voisine des précédentes : $\alpha = 1,09$, ce qui tendrait à confirmer les vues de NEEDHAM. Il faut noter cependant que les chiffres donnés par SCHAPER pour *R. temporaria* fournissent une valeur notablement plus forte, égale à 1,3.

On peut représenter sur un même graphique les variations du poids sec en fonction du poids frais au cours de la vie de l'animal, sinon à partir de l'œuf, du moins à partir d'un stade très jeune, en utilisant les chiffres qui viennent d'être donnés d'une part et ceux de la page 64 d'autre part. En coordonnées logarithmiques, on obtient le graphique de la figure 8. Il comprend deux segments de droite, l'un de pente 1 correspondant à la période de croissance du têtard jusqu'à l'apparition des pattes postérieures, l'autre de pente 1,09 qui correspond à la période d'après la métamorphose. Entre ces deux segments de droite, il existe une discontinuité qui coïncide avec la métamorphose ; les points représentatifs correspondants ont l'air distribués au hasard, ce qui indique des changements rapides et irréguliers de la teneur en eau. Il est probable que de telles modifications existent aussi pour d'autres constituants que pour l'eau. La métamorphose serait ainsi marquée par des changements rapides non seulement de la morphologie, mais aussi de la constitution chimique. Ces faits sont à rapprocher de ceux qui ont été décrits par TEISSIER (1931) chez *Galleria mellonella* : il existe au cours de la croissance larvaire une période pendant laquelle s'effectue une variation brusque de la composition chimique, si bien que la liaison entre la teneur en eau et le poids du corps est très imprécise ; la variation de la première en fonction de la seconde est représentée aussi graphiquement en coordonnées logarithmiques par deux segments de droite séparés par une discontinuité.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

1. Chez le têtard, l'économie de l'eau est différente de ce qu'elle est chez la Grenouille adulte. Il existe un transit d'eau par la bouche, qui fait défaut chez la Grenouille et qui est de même importance que celui qui s'effectue par la peau. Ce dernier transit, ramené à l'unité de surface, est inférieur à la moitié de ce qu'il est chez la Grenouille. Enfin, la teneur en eau de l'organisme est plus élevée, une grande partie de cette eau (26 p. 100) se trouvant dans la lymphé.

2. Le passage des valeurs caractéristiques du têtard à celles qui sont caractéristiques de la Grenouille ne se fait pas d'une façon régulière : il existe des périodes pendant lesquelles les variations sont nulles ou faibles, d'autres au contraire pendant lesquelles elles sont importantes. Certains stades peuvent être considérés comme des stades remarquables, marqués soit par un changement dans le sens de la variation, soit par une modification brusque de sa vitesse : a) le pouvoir absorbant de la peau reste constant pendant la plus grande partie de la croissance du têtard ; il augmente très rapidement jusqu'à une valeur double de sa valeur primitive pendant la période relativement courte qui s'étend entre l'apparition des pattes postérieures et le développement complet des quatre pattes. Ensuite il croît à peine jusqu'à sa valeur définitive.

b) La teneur en eau globale, après avoir augmenté très rapidement dans les tous premiers stades du développement, garde une valeur constante pendant presque toute la période de croissance. Entre l'apparition des pattes postérieures et celle des pattes antérieures, elle diminue brusquement ; après ce dernier stade, elle continue à diminuer, mais tout d'abord cette diminution est irrégulière et relativement rapide, alors qu'une fois la métamorphose accomplie elle est lente et régulière et du même ordre de grandeur que celle qui s'accomplit d'une façon très générale dans les organismes au cours de leur vieillissement.

Il se produit pour l'économie de l'eau des phénomènes parallèles à ceux qui se produisent pour la morphologie, où l'on constate à certains moments des transformations rapides, souvent brusques. A côté de la métamorphose morphologique, il existe une véritable métamorphose physiologique dont les modifications de l'économie de l'eau sont un exemple.

BIBLIOGRAPHIE DE LA PREMIÈRE PARTIE.

- ADOLPH (E. F.). — The excretion of water by kidneys of frogs. *Am. Journ. Physiol.*, 1927, **81**, 315-324.
- ADOLPH (E. F.). — The vapour tensions relations of frogs. *Biol. Bull.*, 1932, **62**, 112-125.
- ADOLPH (E. F.). — Exchanges of water in the frog. *Biol. Rev.*, 1933, **8**, 224-240.
- BACKMANN (E. L.) und RÜNNSTROM (J.). — Der osmotische Druck während der Embryonalentwicklung von *Rana temporaria*. *Arch. ges. Physiol.*, 1912, **144**, 287-345.
- BACKMANN (E. L.) und SUNDBERG (C. G.). — Der osmotische Druck bei *Rana temporaria* während der Entwicklung nach dem Ausschlüpfen der Embryonen. *Arch. ges. Physiol.*, 1912, **146**, 212-230.
- VON BEZOLD (A.). — Untersuchungen über die Verteilung von Wasser, organische Materie und anorganischen Verbindungen in Thierreiche. *Ztschr. wiss. Zool.*, 1857, **8**, 487-526.
- BIALASZEWICZ (K.). — Ueber das Verhalten des osmotischen Druckes während der Entwicklung der Wirbeltier-Embryonen. *Arch. Entw. Mech.*, 1912, **34**, 489-540.
- BOTAZZI (F.). — Das Cytoplasma und die Körpersäfte. *Handb. vergl. Physiol.*, 1925, vol. 1, pp. 1-455.
- CONHEIM (O.). — Beiträge zur Physiologie des Wassers und des Kochsalzes. *Ztschr. physiol. Chem.*, 1909, **63**, 413.
- DAVENPORT (C. B.). — The role of water in growth. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, 1897, **23**, 73-84.
- DONALDSON (H. H.). — On the regular seasonal changes in the relative weight of the central nervous system of the leopard frog. *Journ. of Morph.*, 1910, **22**, 663-694.
- DONALDSON (H. H.). — The rat. Data and reference table. Philadelphie, 1924.
- DURIG (A.). — Wassergehalt und Organfunction. I. *Arch. ges. Physiol.*, 1901, **85**, 401-504.
- ENGELS (W.). — Die Bedeutung der Gewebe als Wasserdepots. *Arch. exp. Path. Pharmacol.*, 1904, **51**, 346.
- FAURÉ-FRÉMIET (E.). — La cinétique du développement. Paris, 1925.
- DE HAAN (J.) and BAKKER (A.). — Renal function in the summer frogs and winter frogs. *Journ. Physiol.*, 1924, **59**, 129-137.
- HALL (F. G.). — The vital limit of exsiccation of certain animals. *Biol. Bull.*, 1922, **42**, 31-51.
- HUXLEY (J. S.). — Problems of relative growth. Londres, 1932.
- JISUKA (N.). — Recherches sur la déshydratation de la Grenouille et son retentissement sur les échanges respiratoires. *Ann. Physiol. et Physico-chim. biol.*, 1926, **2**, 310-328.
- KRAUSE (F.). — Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Geschwindigkeit der Harnabscheidung beim Frosche. *Ztschr. Biol.*, 1928, **87**, 167-174.
- KRIZENECKI (J.) und PETROF (I.). — Weitere Untersuchungen über das Wachstum beim absolutem Hungern. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Veränderungen der Zusammensetzung des Körpers bei Froschkaulquappen durch Inanition. *Arch. Entw. Mech.*, 1926, **107**, 219-313.
- KRÜGER (F. V.). — I. Die Chemie des Blutes der Wirbeltiere. — II. Die Physicalische Chemie des Blutes. *Handb. vergl. Physiol.*, 1925, vol. 1, pp. 1117-1178 et 1251-1304.

- KUSUKI (Y). — An experiment on the water balance in a Salamander. *Journ. Fac. Sci. Hokkaido imp. Univ.*, sér. 6 Zool., 1935, **4**, 142-158.
- LAMBERT (R.) et TEISSIER (G.). — Théorie de la similitude biologique. *Ann. Physiol. et Physico-chim. biol.*, 1927, **2**, 212-247.
- MAYER (A.) et SCHAEFFER (G.). — Recherches sur les constantes cellulaires. Teneur des cellules en eau. I. Discussion théorique. L'eau constante cellulaire. *Journ. Physiol. Path. gén.*, 1914, **16**, 1-22.
- MAYER (A.) et SCHAEFFER (G.). — Variations de la teneur des tissus en lipoïdes et en eau au cours de l'inanition absolue. *Ibid.*, 1914, **16**, 203-211.
- NEEDHAM (J.). — Chemical heterogony and the ground plan of animal growth. *Biol. Rev.*, 1934, **9**, 79-382.
- OTT (M. D.). — Changes in the weights of the various organs and parts of the leopard frog (*Rana pipiens*) at different stages of inanition. *Amer. Journ. Anat.*, 1924, **33**, 17-56.
- OVERTON (E.). — Neununddreissig Thesen über die Wasserökonomie der Amphibien und die osmotische Eigenschaft der Amphibienhaut. *Verh. phys. med. Gesell. Würzburg*, 1904, **36**, 277-295.
- OZORIO DE ALMEIDA (M.). — Sur les effets de la déshydratation des Batraciens produite par la ventilation. *Journ. Physiol. Path. gén.*, 1926, **24**, 243-249.
- PRZYLECKI (S. J.). — L'échange de l'eau et des sels chez les Amphibiens. *Arch. Int. Physiol.*, 1922, **19**, 148-159.
- SCHAPER (A.). — Ueber Zellproliferatorische Wachstumzentren und deren Beziehungen zur Regeneration und Geschwulstbildung. *Arch. Entw. Mech.*, 1905, **19**, 348-445.
- SMITH (V. D.) and JACKSON (C. M.). — The changes during dessication and rehydration in the body and organs of the leopard frog (*Rana pipiens*). *Biol. Bull.*, 1931, **60**, 80-93.
- TEISSIER (G.). — Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des Insectes. *Trav. Stat. Biol. Roscoff.*, 1931, **9**, 31-233.
- TERROINE (E.). — Constance de la concentration des organismes totaux en acide gras et en cholestérine. Evaluation des réserves de graisses. *C. R. Ac. Sc.*, 1914, **159**, 105-107.
- TERROINE (E.), BRECKMANN (E.) et FEUERBACH (A.). — Identité de composition des organismes de même espèce lors de la mort par inanition. *C. R. Ac. Sc.*, 1922, **175**, 1112-1114.
- TERROINE (E.) et COLLIN (H.). — Données numériques de Biologie et de Physiologie et Chimie végétale. 1926, vol. 5.
- TOWNSON (R.). — Observationes physiologicae de Amphibiis. *Thèse de Göttingen*, 1795.
- UEKI (R.). — Ueber den Wassergehalt der Organe trocken-gehaltener Frösche. *Arch. ges. Physiol.*, 1924, **205**, 246-254.
- VOIT (E.). — Die Messung und Berechnung der Oberfläche von Mensch und Tier. *Ztschr. Biol.*, 1930, **90**, 237-259.
- VOSS (H.). — Entwicklungsphysiologische Untersuchungen am Fröschei (*Rana fusca*). *Arch. Entw. Mech.*, 1926, **107**, 241-279.
- WELCKER (H.). — Bestimmung der Menge des Körperblutes. *Ztschr. ration. Med.*, 1858, **4**, 145.
-

DEUXIÈME PARTIE.

Etude particulière de quelques facteurs de l'économie de l'eau.

CHAPITRE I.

Les facteurs de l'absorption.

Dans la première partie de ce travail, j'ai rappelé que lorsque la Grenouille verte est plongée dans l'eau, elle absorbe une quantité très importante d'eau et cela uniquement par la peau. C'est le mécanisme de cette absorption qui est étudié dans le présent chapitre.

1. Le rôle de l'osmose.

La peau de la Grenouille sépare l'un de l'autre deux milieux dont les concentrations sont très différentes. On se trouve ainsi en présence de conditions analogues à celles qui sont réalisées dans un osmomètre. Aussi doit-on se demander jusqu'à quel point l'analogie doit être poussée et si on peut expliquer le mouvement d'eau uniquement par des phénomènes d'osmose. C'est la question que se sont posée un certain nombre de chercheurs et à laquelle ils ont répondu de façons différentes. La première conception qui ait été formulée est que la peau pouvait être assimilée à une membrane hémiperméable, mais OVERTON (1904) montra qu'elle est per-

méable non seulement à l'eau mais aussi aux sels. PRZYLECKI (1922) montra que cette perméabilité existe non seulement pour les sels, mais encore pour toute une série de corps dissous et il établit de plus qu'elle est « irréciproque », c'est-à-dire que le passage des corps dissous se fait du côté externe vers le côté interne et non dans le sens inverse — du moins tant que la peau conserve son intégrité physiologique — et que ce passage peut se faire à partir d'une solution moins concentrée que le milieu interne. Donc en ce qui concerne le transit des corps dissous, la différence est considérable avec ce qui se passe dans un osmomètre.

La question qui se pose alors est de savoir s'il en est également ainsi pour l'eau. Il est certain qu'on ne peut parler pour l'eau de perméabilité irréciproque, car elle passe aussi bien dans un sens que dans l'autre. C'est ce qu'a montré OVERTON (1904) et avant lui DURIG (1901). Mais un certain nombre d'auteurs ont donné des arguments expérimentaux qui semblent montrer qu'elle possède un sens de passage privilégié et qu'elle est capable de passer d'une solution de pression osmotique plus forte vers une solution de pression osmotique plus faible.

REID (1890), utilisant des fragments isolés de peau comme membrane d'un osmomètre différentiel, fait voir que la peau est le siège d'une véritable polarisation : le transit du liquide a lieu plus vite, plus facilement, lorsque c'est le côté externe qui est exposé à la pression osmotique la plus basse que lorsque c'est le côté interne. Lorsque les deux côtés sont baignés par la même solution (NaCl à 0,65 p. 100), il y a encore transport de liquide du côté externe vers le côté interne de la peau. Le phénomène disparaît si on chloroforme la peau ou si on la laisse se flétrir.

OVERTON (1904), opérant sur la peau en place et non plus sur la peau isolée, donc dans des conditions physiologiques normales, observe que la Grenouille placée dans une solution de NaCl à 0,65 p. 100, isotonique aux tissus, continue à absorber de l'eau.

MAXWELL (1913), plaçant dans de l'eau distillée des sacs de peau privés de toute trace de sang par un lavage soigneux à l'eau distillée observe des gains en poids de 100 à 150 p. 100 après 24 heures et de 165 à 230 p. 100 après 48 heures ; les gains sont encore importants quoique inférieurs (de 68 à 71 p. 100 au bout de 48 heures), lorsque la peau est placée dans des solutions salines de concentrations variées (NaCl de M/25

à M/100). Lorsque les deux côtés de la peau sont en contact avec une solution isotonique aux tissus, il observe tout comme REID un mouvement d'eau dirigé toujours du côté physiologiquement externe vers le côté physiologiquement interne, quelles que soient les positions respectives de ces deux côtés dans l'expérience. Cependant, mesurant au bout de 24 heures la conductivité électrique des liquides à l'intérieur et à l'extérieur des sacs, il trouve des nombres sensiblement égaux, ce qui montre que l'eau n'est pas passée seule.

PRZYLECKI (1924), plaçant à l'intérieur ou à l'extérieur de la peau deux solutions salines dont la pression osmotique est à peu près mesurée par $\Delta = 0^{\circ},47$, constate que si la solution hypertonique est du côté intérieur de la peau, 6 centimètres cubes d'eau passent vers cette solution, alors que, si elle est en contact avec la surface extérieure, 3 centimètres cubes d'eau seulement passent vers elle pendant le même temps. En plaçant une peau verticalement entre deux espaces qui contiennent tous deux une même solution de RINGER, il observe au bout d'un certain temps que du liquide est passé du côté externe de la peau vers le côté interne.

Tous ces arguments paraissent convaincants en faveur d'une polarité de la peau pour l'eau, d'un transport actif s'exerçant contre les forces osmotiques. Cependant les expériences que j'ai entreprises sur ce sujet m'ont conduit à une interprétation différente et je serai amené au cours de leur exposé à discuter de la valeur des arguments précédents.

De ces expériences, les unes ont été faites sur la peau en place, les autres sur la peau isolée.

EXPÉRIENCES SUR LA PEAU EN PLACE.

1. Elles consistent à placer des Grenouilles à anus lié dans des solutions de concentrations variées, et à mesurer en fonction de la concentration les variations de l'absorption d'eau, en notant les variations de poids des animaux. On peut utiliser des solutions d'un seul sel ; c'est ce qui a été fait par exemple par OVERTON (1904) et par ADOLPH (1927) qui ont employé des solutions de chlorure de sodium. C'est la manière d'agir qui paraît la plus simple, mais cette simplicité n'est qu'apparente. En effet, la peau absorbe non seulement l'eau, mais aussi les sels, et par conséquent il se produit des modifications de la pression osmotique interne qui changent les

données du problème. Or les différents sels passent avec des vitesses différentes à travers la peau, de telle sorte que les modifications entraînées ne se font pas avec la même vitesse. D'autre part les différents sels exercent des actions spécifiques sur la perméabilité de la peau qui est, comme nous le verrons, un facteur important de la vitesse de passage de l'eau.

Pour éviter autant que possible ces actions spécifiques et ne mettre en évidence que l'influence de la seule pression osmotique, il est indiqué d'utiliser des solutions dites physiologiques ou encore balancées. Celle que j'ai utilisée est la solution de Ringer pour Grenouilles dont la composition est la suivante :

NaCl : 6 g.,5 CaCl₂ : 0 g.,12 KCl : 0 g.,14 Po₄H₂Na : 0 g.,01
CO₃NaH : 0 g.,20 eau distillée : 1000 g.

Les solutions employées étaient préparées à partir d'une solution mère 10 fois plus concentrée que la précédente. Je désignerai dans ce qui suit la concentration (1) physiologique par C_p ; les différentes concentrations employées seront alors représentées par C_p × 0,5 — C_p × 1,1 — C_p × 2, etc...

Voici des chiffres (tableau XXIX) qui mettent en évidence des différences dans les quantités d'eau absorbées suivant qu'on emploie ces solutions balancées ou des solutions d'un sel unique. Ils sont relatifs à des Grenouilles à anus lié placées par groupes de 3 dans les solutions suivantes :

NaCl 0,058 M KCl 0,058 M Ringer C_p × 0,5
NaCl 0,116 M KCl 0,116 M Ringer C_p

(La solution de Ringer de concentration C_p correspond au point de vue de la pression osmotique à une solution de sels à ions monovalents de concentration moléculaire 0,116).

TABLEAU XXIX.

Quantité d'eau absorbée en 3 h. (en mg.) rapportée à la puissance 2/3 du poids.

NaCl 0,058 M	KCl 0,058 M	Ringer C _p × 0,5	NaCl 0,116 M	KCl 0,116 M	Ringer C _p
30	25	35	20	15	30
30	20	30		15	25
25	20	35	20	15	25

(1) Le mot « concentration » sera toujours pris dans la suite de ce travail dans le sens de concentration osmotique.

Pour les deux concentrations employées, les quantités d'eau absorbées par les Grenouilles placées dans le Ringer sont plus fortes que celles absorbées par les Grenouilles placées dans NaCl, qui sont elles-mêmes plus fortes que celles absorbées par les Grenouilles placées dans KCl.

2. Les mesures faites sur les solutions balancées ont porté sur les quantités d'eau absorbées pendant les 3 premières heures de séjour dans les solutions en question, puis sur celles absorbées de la 3^e à la 6^e, de la 6^e à la 12^e, de la 12^e à la 24^e heure. Les chiffres obtenus ont été ramenés à l'heure et à la puissance 2/3 du poids. Les mesures ont été faites à chaque concentration sur des groupes de 3 animaux. Le tableau XXX contient les chiffres qui ont été obtenus avec les concentrations C_p — $C_p \times 1,1$ — $C_p \times 1,2$.

TABLEAU XXX.

Concentration	Quantité d'eau absorbée par heure (en mg) rapportée à la puissance 2/3 du poids			
	de la 1 ^{re} à la 3 ^e h.	de la 3 ^e à la 6 ^e h.	de la 6 ^e à la 12 ^e h.	de la 12 ^e à la 24 ^e h.
C_p	10	20	25	35
	10	20	30	30
	ε (1)	25	25	30
$C_p \times 1,1$. . .	ε	ε	15	20
	ε	10	20	25
	0	ε	15	25
$C_p \times 1,2$. . .	— 10	— ε	10	15
	— 15	— ε	15	20
	— 10	0	10	20

(1) ε représente une quantité inférieure à 10 milligrammes, qui ne peut être précisée parce qu'elle est de l'ordre des erreurs de mesure.

Examinons d'abord ce qui se passe pour la concentration $C_p \times 1,2$. Pendant les 3 premières heures, les animaux perdent une quantité mesurable d'eau ; entre la troisième et la sixième heure, ils perdent encore de l'eau, mais en quantité très faible ; après la sixième heure, la perte cesse et elle est remplacée par une absorption. Il se produit un renversement du sens de passage de l'eau, comme s'il y avait adaptation à la concentration. Je reviendrai plus loin sur la nature de cette adaptation. Pour le moment, le phénomène à retenir est celui qui se passe au début : l'eau sort de l'animal confor-

mément aux valeurs relatives des pressions osmotiques interne et externe.

Pour les concentrations C_p et $C_p \times 1,1$, il se produit aussi une évolution au cours du temps : la quantité d'eau absorbée est supérieure entre la 12^e et la 24^e heure à ce qu'elle est dans les 3 premières heures ; cependant l'absorption est toujours positive, même dans les premières heures. On est donc tenté de conclure que pour ces concentrations le passage de l'eau se fait contre les forces osmotiques. Mais on peut, s'appuyant sur ce qui se passe pour la concentration $C_p \times 1,2$, donner des faits une autre interprétation et dire : pour ces concentrations, le passage de l'eau se fait d'abord conformément aux lois de l'osmose, c'est-à-dire que l'absorption est nulle pour la concentration C_p , et négative pour la concentration $C_p \times 1,1$, mais l'adaptation se fait très rapidement, en un temps inférieur à 3 heures, et l'absorption positive qui se produit une fois l'adaptation faite masque le sens de l'absorption primitive. Pour trancher la question, il faudrait faire des mesures dans les premiers instants qui suivent le passage des animaux dans les solutions considérées. J'ai bien effectué de telles mesures, mais les quantités d'eau mises en mouvement dans ces conditions où la concentration extérieure est égale ou légèrement supérieure à la concentration intérieure sont si faibles qu'elles sont de l'ordre des erreurs d'expérience et qu'il est absolument impossible de tirer une conclusion de ces mesures.

En résumé, les expériences sur la peau en place mettent en évidence le fait que la Grenouille est capable d'absorber de l'eau à partir d'une solution plus concentrée que son milieu intérieur normal, mais que, au moins pour des concentrations suffisamment différentes de la concentration interne, cette propriété ne se manifeste qu'au bout d'un certain temps, qu'elle est une sorte d'adaptation à la concentration, l'absorption étant d'abord négative conformément aux lois de l'osmose. En ce qui concerne les concentrations égales ou légèrement supérieures à la concentration interne, les expériences ne permettent aucune conclusion, la précision des mesures n'étant pas suffisante pour mettre en évidence ce qui se passe pendant les premiers instants du séjour des animaux dans ces concentrations. Elles ne permettent donc pas d'affirmer si oui ou non il existe dans la peau une force contre osmotique expliquant l'absorption de l'eau.

EXPÉRIENCES SUR LA PEAU ISOLÉE.

1. La première question à résoudre avant d'entreprendre de telles expériences est celle-ci : peut-on légitimement conclure de la peau isolée à la peau en place ? La peau en place contient de nombreux vaisseaux sanguins ou lymphatiques, ainsi que des terminaisons nerveuses. La peau isolée se trouve ainsi privée de toute circulation sanguine et lymphatique et de toute connection nerveuse et il est possible que cette privation influe sur l'absorption de l'eau. L'expérience suivante permet de savoir s'il en est ou non ainsi : les deux nerfs sciatiques d'une Grenouille sont sectionnés près de leur départ de la moëlle épinière, de façon à empêcher tout mouvement volontaire des pattes postérieures (on atteint le nerf en question en faisant une incision complète des masses musculaires situées à droite et à gauche de la colonne vertébrale dans la région sacrée) ; la peau d'une des pattes est laissée intacte, celle de l'autre patte est incisée à la naissance de la cuisse, puis décollée de la patte jusqu'à la naissance des doigts par un retournement en doigt de gant, et finalement replacée sur les muscles et fixée par quelques points de suture le long de l'incision qui a été faite ; on mesure alors d'une façon comparée l'eau absorbée par les deux pattes.

Pour cela, la Grenouille est suspendue à un support par les pattes antérieures et chacune de ses pattes postérieures est introduite dans un tube contenant de l'eau. Les quantités d'eau absorbées sont mesurées par la différence entre le poids des tubes avant l'introduction des pattes et leur poids à la fin de l'expérience. Pour que la comparaison soit exacte, il faut naturellement que les pattes plongent exactement de la même quantité dans l'eau ; il faut également éviter toute perte d'eau par évaporation (il suffit pour cela de munir les tubes de légers couvercles de papier à travers lesquels on fait passer les pattes). On peut obtenir une grande précision dans les mesures si l'on a soin de sortir les pattes de l'eau avec une vitesse faible et surtout constante, de façon qu'elles n'entraînent avec elles qu'une quantité d'eau également faible et constante. Cette précision a été déterminée expérimentalement en répétant l'opération de plongée et de sortie 10 fois de suite sur la même patte et en pesant chaque fois le tube correspon-

dant au milligramme. Les chiffres de milligrammes obtenus ont été les suivants :

125 119 120 122 123 126 120 125 120 127

L'écart entre les chiffres extrêmes n'est que de 8 milligrammes. La précision est donc inférieure à 1 centigramme.

Voici les chiffres obtenus sur 3 animaux (durée de l'expérience 6 heures) :

Quantité d'eau absorbée par heure (en g.) :

Pattes normales.....	0,25	0,22	0,17
Pattes à peau décollée.....	0,26	0,18	0,16

La quantité d'eau absorbée par les pattes à peau décollée est sensiblement la même que la quantité d'eau absorbée par les pattes normales et cela sans écart systématique. L'absorption est donc indépendante de la circulation et du système nerveux.

Dans l'expérience qui vient d'être décrite, la peau, bien que privée de circulation, reste en contact avec les tissus sous-jacents et se trouve baignée par les humeurs qui les recouvrent ; d'autre part le décollement a eu pour résultat de déchirer les vaisseaux par lesquels sortent du sang et de la lymphe qui viennent baigner la face interne de la peau. Dans les expériences sur des fragments de peau isolés dont il sera question maintenant, il n'en est pas ainsi. Les quantités de liquides utilisées sont assez importantes et il n'est pratiquement pas possible de se procurer d'aussi grandes quantités de sang et de lymphe. Ces liquides seront remplacés par des solutions de Ringer de même concentration. Mais alors il faut tout d'abord s'assurer que ce remplacement n'entraîne pas de modification sensible de l'absorption. La vérification a été faite de la façon suivante : sur deux Grenouilles, l'eau absorbée pendant 3 heures par chacune de leurs pattes postérieures a été mesurée en employant le dispositif décrit plus haut, puis la peau de ces pattes a été détachée et utilisée à faire des sacs qui ont été plongés dans l'eau, après avoir été remplis de Ringer et fermés hermétiquement à chacune de leurs extrémités par une double ligature. Une mesure de l'eau absorbée en 3 heures par les sacs a été faite alors (ceux-ci avaient été construits de telle façon que leur surface fût exactement celle de la surface absorbante de la patte intacte correspondante). Les résultats sont les suivants :

Eau absorbée en 3 heures (en g.) :

	Grenouille n° 1		Grenouille n° 2	
Pattes intactes.....	0,54	0,51	0,63	0,62
Sacs de peau.....	0,52	0,54	0,60	0,61

Les quantités d'eau absorbées sont sensiblement les mêmes dans les deux cas.

Ainsi donc, non seulement on peut priver la peau de ses connexions nerveuses et vasculaires, mais on peut remplacer de son côté interne le sang et la lymphe par une solution saline artificielle de même concentration osmotique sans que l'absorption d'eau ne soit sensiblement modifiée, du moins pendant une certaine période.

2. Nous pouvons maintenant tenter de résoudre le problème qui était resté en suspens : pour des concentrations extérieures égales ou très peu supérieures à la concentration normale, y a-t-il ou non absorption d'eau pendant les premiers instants qui suivent le passage de la peau dans ces concentrations ? Le dispositif employé est le suivant (fig. 9) : une rondelle découpée dans la peau isolée d'un animal est appli-

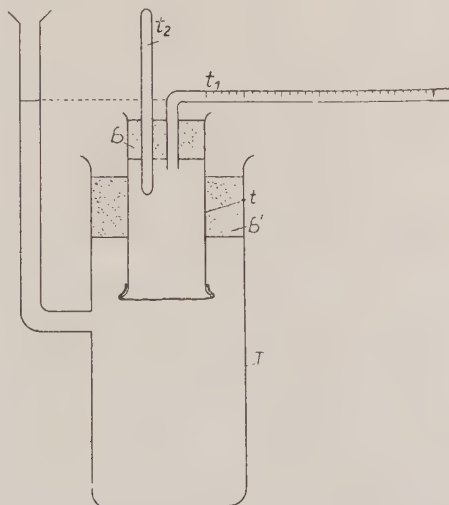


FIGURE 9.

Dispositif utilisé pour la mesure de l'absorption par la peau isolée.

quée au moyen d'une ligature à l'une des extrémités d'un tube t ouvert aux deux bouts, le côté physiologiquement interne tourné vers l'intérieur du tube. Le diamètre du tube étant d'environ 3 centimètres, la surface de peau utilisée est égale environ à 7 centimètres carrés. Le tube est alors rempli de liquide de Ringer de concentration C_p et fermé à son autre extrémité par un bouchon de caoutchouc b traversé par un tube t_1 de section intérieure très étroite (diamètre égal à environ 1 millimètre). Ce tube est recourbé après sa sortie du bouchon et sa partie horizontale assez longue porte une graduation en centimètres et millimètres. Le bouchon b est traversé également par une tige de verre plein t_2 . Lorsqu'on enfonce le bouchon b dans le tube t , le liquide interne monte dans le tube t_1 ; en enfonçant plus ou moins la tige t_2 , on peut à volonté déplacer l'extrémité de la colonne de liquide le long de la partie horizontale du tube t_1 et l'amener devant une division arbitraire choisie comme origine. L'appareil comprend en outre un tube de verre T , plus large que le tube t , fermé à sa partie inférieure et muni d'une tubulure latérale et qui peut être fermé par un bouchon b' que traverse le tube t . Il est rempli du liquide dont on veut étudier l'influence sur l'absorption ; il est alors bouché de telle sorte que le tube t plonge à son intérieur. Cette opération fait monter le niveau du liquide dans la tubulure latérale ; il est facile, en versant ou en retirant du liquide, de régler ce niveau de telle sorte qu'il se trouve dans le même plan horizontal que l'axe du tube t_1 . La rondelle de peau se trouve ainsi placée de telle sorte que sa face interne est en contact avec du Ringer de concentration physiologique et sa face externe avec du Ringer de concentration différente, de telle sorte aussi que la pression hydrostatique est exactement la même sur ses deux faces. La sensibilité de l'appareil est grande puisque chaque centimètre de la graduation correspond à environ 8 millimètres cubes. Mais il faut remarquer également que l'appareil est susceptible de fonctionner comme un thermomètre très sensible. Il est donc indispensable que la mesure se fasse à une température rigoureusement constante : l'appareil est pour cela maintenu pendant toute la durée de la mesure dans une cuve-thermostat. D'autre part, les mesures d'échanges qu'il s'agit de faire devant porter sur les premiers moments de l'installation de l'expérience, il faut que les réipients et les liquides employés soient portés auparavant à

la température où celle-ci aura lieu, de façon à éviter la période de mise en équilibre de température, toujours assez longue, pendant laquelle le déplacement de l'extrémité du liquide dans le tube horizontal dû à la variation de température masquerait le déplacement causé par l'absorption.

Dans le tableau XXXI sont indiqués les résultats obtenus avec l'emploi comme liquide dans le tube T (milieu extérieur) d'eau distillée d'une part (expérience témoin), de Ringer de concentration $C_p \times 0,9$ — C_p — $C_p \times 1,1$ d'autre part, chaque expérience ayant été répétée 3 fois. Les chiffres du tableau représentent en centimètres les déplacements moyens de l'extrémité du liquide de part et d'autre de la division origine.

TABLEAU XXXI.

Temps en minutes	Déplacement du ménisque											
	$C_p \times 0,9$			C_p			$C_p \times 1,1$			Témoin		
0 à 15 m.	0,1	ε	0,2	0	0	0	— ε	— 0,1	— 0,1	1,5	1,2	1,6
15 à 30 m.	0,1	0,2	0,3	0,1	ε	0,1	— ε	— 0,1	0	1,1	1,4	1,3
30 à 60 m.	0,3	0,4	0,4	0,2	0,1	0,2	0,1	0,1	ε	2,5	2,3	2,1

On retrouve sur la peau isolée la variation en fonction du temps mise en évidence dans les expériences sur la peau en place. Cette variation est rapide, les chiffres entre 15 et 30 minutes étant différents de ceux entre 0 et 15 minutes. Mais le fait important et nouveau c'est que pendant les 15 premières minutes le sens du mouvement de l'eau est exactement conforme à la grandeur relative des pressions osmotiques qui s'exercent des deux côtés de la peau : lorsque la concentration externe est légèrement inférieure à la concentration interne, il y a une légère absorption ; lorsqu'elle lui est égale, l'absorption est nulle ; lorsqu'elle lui est légèrement supérieure, il y a une légère perte.

La conclusion qui se dégage de cette expérience est très nette : il n'existe pas dans la peau de force capable de faire mouvoir de l'eau à l'encontre des forces osmotiques, puisque

dès que la pression osmotique extérieure devient égale à la pression osmotique intérieure l'eau cesse d'entrer et qu'elle sort dès qu'elle lui devient supérieure.

J'ai indiqué au début de ce chapitre que l'argument principal invoqué en faveur de l'existence d'une force contre-osmotique pour expliquer les mouvements d'eau consiste dans le fait que la Grenouille continue d'absorber de l'eau, lorsqu'elle est placée dans une solution de concentration égale ou même légèrement supérieure à la concentration de son milieu intérieur normal. Il est facile maintenant de réfuter cet argument. En effet les expériences que j'ai décrites montrent que ce phénomène existe bien, mais qu'il ne se produit qu'au bout d'un certain temps, qu'il s'agit d'un phénomène secondaire, d'une « adaptation ». Comme pour les concentrations extérieures peu différentes de la concentration physiologique il intervient très rapidement, ses effets masquent très vite les effets du phénomène primaire. Pour mettre ce dernier en évidence, il a fallu opérer sur un temps très court, de l'ordre de un quart d'heure, et avec un dispositif de mesure très sensible. Or les auteurs ont opéré sur un temps assez long, toujours de l'ordre de plusieurs heures, parfois même de 24 heures (REID, OVERTON, MAXWELL). C'est ce qui explique qu'ils n'ont pu mettre en évidence que le phénomène secondaire.

CAS DES SOLUTIONS PLUS CONCENTRÉES QUE LE MILIEU INTÉRIEUR NORMAL.

1. *Passage de l'eau.* — Il faut expliquer maintenant pourquoi il se produit une variation de l'absorption d'eau en fonction du temps et pourquoi, en particulier, dans les solutions plus concentrées que le milieu intérieur normal il se produit au bout d'un certain temps un renversement du sens de passage, en un mot à expliquer en quoi consiste l'« adaptation » dont j'ai parlé plus haut.

L'explication est assez simple : les modifications de l'absorption correspondent à des modifications de la concentration du milieu intérieur de l'animal, qui primitivement égale ou inférieure à celle du milieu externe lui devient supérieure dans la suite. Voici un certain nombre d'observations qui mettent ce fait en évidence :

1. BRUNACCI (1912) a trouvé que le Δ (abaissement du point de congélation) du sang de deux Grenouilles vertes ayant séjourné dans des solutions de $\Delta = 0^{\circ}65$ et $\Delta = 0^{\circ}70$ était respectivement égal à $0^{\circ}70$ et $0^{\circ}74$, alors que sa valeur normale est $0^{\circ}45$.

2. DUVAL (1928) a montré que chez *R. temporaria* la concentration du sang se maintient toujours supérieure à la concentration extérieure, lorsque celle-ci augmente au-dessus de sa concentration normale, au moins lorsqu'on attend suffisamment longtemps pour que s'établisse l'équilibre. Les concentrations étant exprimées en abaissements du point de congélation, il existe toujours une différence d'au moins quelques centièmes de degré, comme le montre la figure 10 qui reproduit la courbe donnée dans son mémoire. La concentration normale du sang correspond à un Δ de $0^{\circ}45$; la partie de la courbe qui nous intéresse ici est la partie BC : on voit qu'elle se trouve toujours au-dessus de la bissectrice OD qui représente l'égalité de concentration.

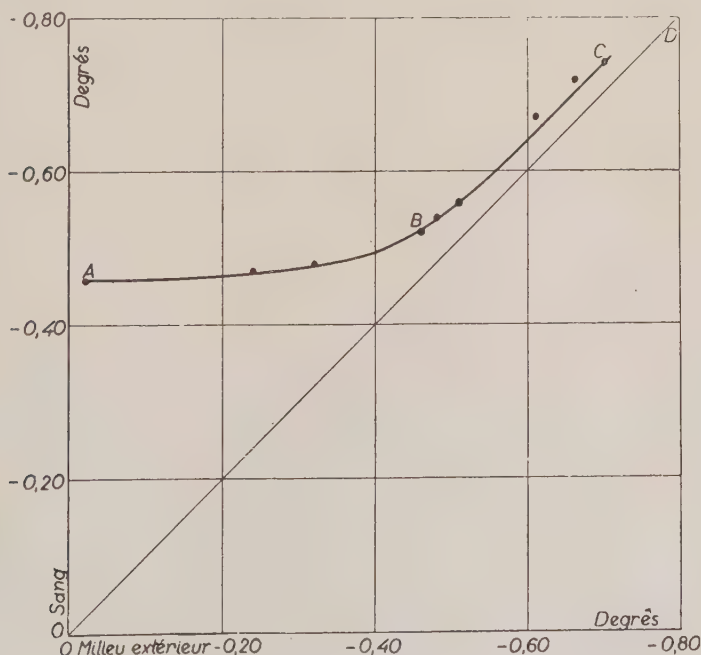


FIGURE 10.

Variation du point de congélation du milieu intérieur de la Grenouille rousse en fonction du point de congélation du milieu extérieur (d'après DUVAL).

3. Des mesures que j'ai effectuées sur deux animaux ayant séjourné pendant 48 heures dans du Ringer de concentration $C_p \times 1,2$ ($\Delta = 0^{\circ}54$) ont donné comme valeur de l'abaissement du point de congélation de la lymphe recueillie dans la région sous-cutanée ventrale $\Delta = 0^{\circ}59$ et $\Delta = 0^{\circ}58$, ce qui montre que la concentration de la lymphe sous-cutanée augmente également, comme celle du sang.

4. Voici d'autre part une expérience qui indique que le phénomène est bien lié à des variations de concentration du milieu interne et non à quelque modification des propriétés de la peau, d'ailleurs difficile à concevoir. Des Grenouilles à anus lié sont placées dans une solution de Ringer de concentration $C_p \times 1,2$ pendant 8 heures. A ce moment, l'absorption étant positive, la peau d'une de leurs pattes postérieures est utilisée à faire un sac qui est rempli de Ringer de concentration C_p et qui est plongé dans la solution primitive. Si c'est la peau qui est modifiée, elle doit continuer à absorber de l'eau et on doit observer une augmentation de poids du sac ; or il se produit au contraire une diminution de poids de ce dernier. D'autre part, l'expérience est répétée avec la peau de la deuxième patte postérieure, mais le sac ainsi obtenu est rempli non plus de Ringer, mais de lymphe prélevée sous la peau de l'animal. Il se produit alors une augmentation de poids du sac. Voici les chiffres correspondants à ces expériences qui ont été obtenues sur 3 Grenouilles :

Augmentation de poids en 2 heures (en mg.) :

Sacs contenant du Ringer.....	— 45	— 65	— 30
Sacs contenant de la lymphe.....	+ 35	+ 45	+ 15

Ainsi le renversement du sens de passage de l'eau à travers la peau correspond à un renversement du sens de la différence de concentration entre le milieu extérieur et le milieu intérieur. Le mouvement d'eau se fait donc dans tous les cas suivant la direction des forces osmotiques.

2. *Passage des sels.* — Il resterait à expliquer l'augmentation de la concentration du milieu intérieur au-dessus de celle du milieu extérieur. Remarquons tout d'abord que ce fait n'est pas spécial à la Grenouille, mais qu'il s'observe dans un grand nombre d'organismes. Parmi eux on peut citer certains Crustacés marins, en particulier *Carcinus moenas*, des

Vers marins, comme *Nereis diversicolor* et beaucoup d'Invertébrés euryhalins (1).

Cette augmentation nécessite deux conditions : il faut d'abord que les sels pénètrent à travers les téguments externes depuis une solution moins concentrée vers une solution plus concentrée. Il faut ensuite que les organes excréteurs n'éliminent pas les sels au fur et à mesure qu'ils pénètrent dans l'organisme. J'examinerai seulement ici le premier point ; le deuxième point sera traité dans le chapitre suivant. Je ne donnerai d'ailleurs que quelques indications à son sujet en cherchant surtout à le rapprocher de faits déjà connus, car une étude un peu étendue du phénomène sortirait du cadre de ce travail, qui porte seulement sur les mouvements de l'eau, lesquels sont suffisamment expliqués par la simple constatation du phénomène.

BERGER (1931) a montré que chez beaucoup d'Invertébrés aquatiques il existe entre les deux faces des téguments (branchies en particulier) une différence de concentration sensiblement constante, correspondant à un équilibre physiologique : si on augmente la concentration externe, il passe des sels vers l'intérieur ; si au contraire on élève la concentration en sels du milieu intérieur par injection ou par un autre moyen, les téguments deviennent perméables aux sels dans la direction intérieur vers extérieur ; dans les deux cas le phénomène continue jusqu'à ce que la différence primitive entre le milieu intérieur et le milieu extérieur ait été rétablie.

D'après SCHLIEPER (1935) les cellules des branchies de l'Ecrevisse peuvent également transporter des sels de l'extérieur vers l'intérieur contre les forces de diffusion.

On pourrait songer à rapprocher ces faits observés sur des téguments composés de plusieurs couches de cellules de ceux qui ont été mis en évidence sur des cellules isolées : érythrocytes de Mammifères (SKRIJEN, 1927), poils staminaux de *Tradescantia* (VAN RYSELBERGHE, 1898), cellules de certaines Algues (LAPICQUE, 1922), qui lorsqu'elles sont placées dans des solutions plasmolysantes rétablissent rapidement leur turgescence en élevant leur concentration au-dessus de celle du milieu extérieur. LAPICQUE (1922 et 1925) a donné à ce phénomène le nom d'« épictèse » et pour l'expliquer il suppose que les mouvements du protoplasme amènent les par-

(1) Voir à ce sujet SCHLIEPER (1930 et 1935).

ticules qui le composent à être en contact tantôt avec le milieu extérieur plus alcalin où elles se gonflent et tantôt avec le milieu intérieur (vacuole) plus acide où elles se rétractent. OSTERHOUT (1930) pour expliquer l'accumulation de certains ions dans des cellules d'Algues (*Valonia*) à une concentration bien supérieure à celle qu'ils ont dans le milieu extérieur fait appel également aux différences d'acidité entre le milieu extérieur et le milieu intérieur. Il suppose en effet que les ions entrent à l'état combiné sous forme de KOH, NaOH, etc... et que le sens de passage dépend des valeurs relatives du produit des activités ioniques (a_K) $\times$ (a_{OH}) à l'intérieur et à l'extérieur de la cellule. Tant que ce produit est plus grand à l'extérieur qu'à l'intérieur, ce qui est le cas lorsque le milieu extérieur est plus alcalin que le milieu intérieur (et la production de CO_2 dans la cellule contribue à maintenir cette différence), l'ion continue à entrer.

On pourrait assimiler la peau toute entière à la couche protoplasmique des cellules d'Algues et chercher à expliquer les faits au moyen des hypothèses précédentes. Mais elles font intervenir une dissymétrie entre les milieux auxquels sont exposées les deux faces de la couche protoplasmique. Or le phénomène se produit dans le cas de la peau de Grenouille, même lorsque les milieux qui baignent chacune de ses faces sont identiques, puisqu'il s'observe sur la peau isolée dont les 2 côtés sont en contact avec du Ringer de même concentration. Le phénomène est donc nécessairement lié à une dissymétrie de la peau elle-même. Cette dissymétrie qui existe au point de vue morphologique doit exister aussi au point de vue physiologique ou physico-chimique. Effectivement DU BOIS-REYMOND (1857) a montré qu'il y a entre les deux côtés de la peau une différence de potentiel (1). Elle varie suivant l'état physiologique de la peau : sur la peau isolée, elle s'annule en quelques heures ; elle est diminuée de moitié en anaérobiose, de 20 à 80 p. 100 sous l'influence de certains narcotiques (LUND, 1926). Cette différence de potentiel pourrait créer un mouvement polarisé des ions par un simple mouvement électrostatique. GIRARD (1910) expérimentant précisément sur la

(1) D'après HÖBER (1936), pareille différence de potentiel a également été mise en évidence par OSTERHOUT, BLINKS et DAMON dans *Valonia*, *Halicystis* ou *Nitella*, quand non seulement la surface interne, mais la surface externe du protoplasme est mise en contact avec le suc cellulaire et par BLINKS dans *Halicystis* lorsque les deux surfaces sont baignées par la même eau de mer à pH 5.

peau de Grenouille a montré en effet que, suivant que la différence de potentiel entre les deux faces de la peau était ou non de même sens que la différence de potentiel propre des solutions mises en présence respectivement de chacune des faces, on observait des vitesses de passage différentes des ions.

Quelle que soit la nature du mécanisme de passage des ions contre les forces osmotiques, il est certainement lié à l'intégrité physiologique de la peau : en effet, on observe une réduction ou même un arrêt de ce passage, lorsque cette intégrité est atteinte ou détruite. C'est ce que montrent les expériences comparatives que j'ai effectuées sur des sacs fabriqués avec la peau des deux pattes postérieures d'une même Grenouille, dont l'un servait de témoin et l'autre était soumis à l'action de facteurs susceptibles de modifier les propriétés physiologiques de la peau. Les variations d'absorption des sels étaient mesurées par celles de l'absorption d'eau, c'est-à-dire par les changements de poids, puisque les deux phénomènes sont étroitement liés.

Dans la première expérience, la peau a été soumise à l'action d'un anesthésique. Les deux sacs étaient remplis de Ringer de concentration C_p et placés dans du Ringer de même concentration, mais pour l'un des deux de l'éther en concentration variable était ajouté dans le milieu extérieur.

Dans une deuxième expérience, le facteur agissant a été constitué par du cyanure de potassium, qui à très faible dose suspend les oxydations, et à forte dose tue les cellules. Les deux sacs étaient encore exposés sur leurs deux faces à du Ringer de concentration C_p .

Enfin, dans une troisième expérience, la peau a été exposée sur sa face interne à du Ringer de concentration différente de la concentration physiologique ; le côté externe se trouvait également exposé à la même concentration, pour qu'il y ait égalité sur les deux faces, comme dans le sac témoin placé dans du Ringer de concentration C .

Les résultats des 3 expériences sont consignés dans le tableau XXXII.

TABLEAU XXXII.

Concentration de l'éther		0,4 p. 100	1 p. 100 ^r	2 p. 100	5 p. 100
Eau absorbée en 2 h. (en mg.)	sacs traités	20	15 20	5 10	0 0
	sacs témoins	20	35 30	50 70	35 45

Concentration du KCN		0,001 p. 100	0,01 p. 100	0,1 p. 100
Eau absorbée en 2 h. (en mg.)	sacs traités	1	7	0
	sacs témoins	30	25	40

Concentration du Ringer		0 (eau distillée)	$\times \frac{C_p}{0,25}$	$\times \frac{C_p}{0,50}$	$\times \frac{C_p}{0,75}$	$\times \frac{C_p}{1,2}$
Eau absorbée en 2 h. (en mg.)	sacs traités	0	0	5	15	5
	sacs témoins	20	35	25	40	20

Dans toutes ces expériences, on observe une altération plus ou moins forte de l'absorption, pouvant aller jusqu'à la suppression complète, suivant l'action plus ou moins marquée des agents employés (dose plus ou moins forte d'éther ou de KCN, concentration du RINGER plus ou moins différente de la concentration ordinaire). Lorsque l'action était faible, par suite l'altération passagère et réversible, l'absorption revenait à sa valeur primitive après lavage soigné du sac traité.

3. *Limite de l'adaptation.* — J'ai cherché à préciser la limite supérieure de concentration pour laquelle peut s'observer un renversement du sens de passage de l'eau, c'est-à-dire la limite de l'adaptation de la peau aux concentrations. Des Grenouilles appartenant à un même lot ont été placées dans des solutions de RINGER dont les concentrations allaient en croissant depuis $C_p \times 1,2$ jusqu'à $C_p \times 1,8$, les augmentations de concentration étant égales à $1/10$ de C_p . Le renversement du sens de passage de l'eau s'est produit chez celles qui étaient placées dans des concentrations inférieures ou égales à $C_p \times 1,6$, mais non chez celles qui étaient situées

dans les solutions de concentrations supérieures. $C_p \times 1,6$ serait ainsi la concentration limite à partir de laquelle l'adaptation ne se produit plus, mais il faut observer que, à mesure que la concentration augmente, la durée de survie des animaux diminue, alors que le renversement du sens de passage se produit au bout de temps de plus en plus longs indiqués ci-après :

$C_p \times 1,1$	$C_p \times 1,2$	$C_p \times 1,3$	$C_p \times 1,4$	$C_p \times 1,5$	$C_p \times 1,6$
de 1/2 h. à 1 h.	de 5 à 8 h.	de 7 à 11 h.	de 10 à 14 h.	de 11 à 16 h.	de 13 à 18 h.

Or dans les concentrations supérieures à 1,6, les animaux meurent au bout d'une vingtaine d'heures, donc avant que le renversement n'ait pu s'établir. Il est probable que si le temps de survie était supérieur on observerait le phénomène pour des concentrations supérieures à $C_p \times 1,6$, qui ne constitue donc qu'indirectement une limite supérieure.

Sur la peau isolée, le phénomène ne s'observe que pour les concentrations inférieures à $C_p \times 1,2$. Ceci indique que la peau séparée du corps ne conserve la propriété de faire passer des sels d'une solution moins concentrée vers une solution plus concentrée que pendant un temps inférieur à 5 heures, puisque c'est le temps minimum nécessaire pour qu'elle se manifeste sur la peau en place avec la concentration $C_p \times 1,2$. Il faut remarquer que la différence de potentiel entre les deux faces s'annule en un temps qui est à peu près le même, ce qui est une présomption de plus en faveur de l'intervention de cette différence de potentiel dans le mécanisme du phénomène.

2. Rôle de la perméabilité de la peau.

D'après ce qui a été exposé jusqu'ici dans ce chapitre, l'absorption de l'eau par la peau s'explique qualitativement d'une façon très simple dans tous les cas par l'excès de concentration du milieu intérieur sur le milieu extérieur. Quantitativement, elle dépend non seulement de la valeur de cet excès,

mais encore de certaines propriétés de la peau qui conditionnent la vitesse avec laquelle l'eau la traverse sous l'influence de la différence de pression osmotique considérée. Cette vitesse caractérise la perméabilité de la peau à l'eau, qui peut être définie, ainsi que celle de toute membrane, comme étant la quantité d'eau passant à travers elle par unité de surface sous l'influence de l'unité de pression hydrostatique ou osmotique. C'est de cette perméabilité qu'il va être question dans la dernière partie de ce chapitre.

1. Il est tout d'abord intéressant de comparer la perméabilité de la peau de Grenouille avec celle d'autres membranes vivantes. Malheureusement il existe dans la littérature très peu de données numériques sur ce sujet. On a surtout mesuré la perméabilité de certaines membranes cellulaires. D'après LUCKÉ, HARTLINE et Mc CUTCHEON (1931) (1), la perméabilité de la membrane de l'œuf d'Oursin (*Arbacia*) non fécondé serait de 0,1 micron cube par micron carré et par minute, soit 0,6 milligramme par centimètre carré et par heure. D'après JACOBS (1931) (1), celle des érythrocytes humains serait de $3 \mu^3$ par μ^2 et par minute ou 18 mg. par cm^2 et par heure. LANDIS (1927) (2) a mesuré la perméabilité des capillaires des mésentères précisément sur la Grenouille et il donne le chiffre de $370 \mu^3$ par μ^2 et par minute, soit 2220 mg. par cm^2 et par heure ; c'est un chiffre bien plus considérable que les précédents, ce qui montre que l'étendue des variations est grande. Dans la première partie de ce travail, j'ai indiqué que la Grenouille absorbait en moyenne 4 mg.,7 par heure et par centimètre carré dans les conditions normales, c'est-à-dire la pression osmotique extérieure étant nulle, la pression osmotique interne étant la pression normale du milieu intérieur qui est égale environ à 7 atmosphères. Cela donne comme valeur de la perméabilité moyenne de la peau à peu près 0 mg.,7 par centimètre carré et par heure. La perméabilité de la peau de Grenouille serait ainsi très inférieure à celle des capillaires et du même ordre de grandeur que celle de la membrane de l'œuf d'Oursin (3). Mais pour que la comparaison

(1) Cité d'après LUCKÉ et Mc CUTCHEON (1932).

(2) Cité d'après LANDIS (1934).

(3) D'après les résultats du chapitre III (tableau XXI), la perméabilité varie dans les différentes espèces du simple au quintuple, puisque l'absorption varie dans les mêmes proportions. La peau de la Grenouille verte est la moins perméable, celle du Crapaud vulgaire la plus perméable.

soit valable, il faut tenir compte de l'épaisseur des membranes, car la perméabilité est inversement proportionnelle à l'épaisseur.

L'épaisseur de la membrane des érythrocytes a été évaluée à $3,3 \cdot 10^{-7}$ centimètres par FRICKE (1926) et par McCLENDON (1926) (*in* HÖBER, 1936). Celle des capillaires est d'environ 1μ , celle de la peau de 250 à 500 μ . Dans ces conditions, on trouve que la perméabilité de la peau est sensiblement la même que celle des capillaires, beaucoup plus considérable que celle des érythrocytes (près de 300.000 fois). Elle serait aussi une dizaine de fois plus grande que celle des membranes de collodion qui est 30.000 fois plus grande que celle des membranes plasmatiques.

2. Une question très importante est évidemment celle des facteurs de cette perméabilité.

De très nombreuses recherches ont mis en évidence un grand nombre de facteurs susceptibles de faire varier la perméabilité à l'eau des membranes vivantes, mais il n'est pas possible de systématiser les résultats obtenus, de façon à se faire une idée du mécanisme intime du phénomène. Ceci se comprend dans une certaine mesure : en effet, déjà lorsqu'il s'agit d'une membrane inerte, de structure physico-chimique relativement fixe, les facteurs dont dépend sa perméabilité sont nombreux et fort mal connus. Parmi les forces physico-chimiques qui ont été reconnues comme jouant un rôle, on peut citer la capillarité (JAMIN), l'affinité de la membrane pour l'eau (LIEBIG), la tension superficielle (QUINKE), l'imbibition (FLUSIN), le degré de gonflement des colloïdes lorsqu'il s'agit d'une membrane colloïdale (Martin FISCHER), l'électrisation par contact (PERRIN, GIRARD) (1). Ces forces ne sont d'ailleurs pas toutes indépendantes, mais leurs rapports exacts sont inconnus. Dans le cas d'une membrane vivante comme la peau de Grenouille, il est probable que les mêmes forces interviennent, mais qu'il en intervient aussi d'autres, du fait même qu'il s'agit d'une membrane vivante, donc de structure physico-chimique très complexe. La comparaison de l'influence de la température sur la perméabilité montre que les choses ne se passent pas de la même façon dans une membrane inerte que dans une membrane vivante. Les mesures faites sur des membranes inertes donnent en

(1) Voir à ce sujet KOPACZEWSKI (1934).

moyenne un coefficient de température (Q_{10}) voisin de 1,3 ; J'ai indiqué (p. 19) que le coefficient de température des échanges d'eau de la Grenouille dans l'eau était voisin de 3 ; or, comme je le montrerai plus loin, ces échanges dépendent uniquement de l'absorption (1). Ce coefficient est donc celui de l'absorption. Il correspond d'ailleurs à ceux qui ont été trouvés pour d'autres membranes vivantes : pour l'œuf d'Oursin non fécondé, le coefficient varie de 2,1 à 3,1 suivant la température, pour la feuille d'Oignon de 1,5 à 3 et pour la tige de Pissenlit de 2,3 à 3,8 (LUCKÉ et Mc CUTCHEON, 1932).

On sait qu'on a attribué pendant longtemps une grande importance à la considération de ces coefficients de température : suivant qu'un phénomène biologique avait un Q_{10} voisin de 1 ou au contraire voisin de 2 ou de 3, on pensait pouvoir affirmer que ce phénomène était d'ordre physique ou d'ordre chimique. Pareille distinction apparaît aujourd'hui dépourvue d'intérêt, du moins à ce point de vue. Simplemment la différence constatée montre que les phénomènes sont plus complexes dans la peau de Grenouille et d'une façon générale dans une membrane vivante que dans une membrane inerte.

Dans l'impossibilité d'étudier d'une façon systématique et logique les nombreux facteurs susceptibles de modifier la perméabilité de la peau, je me contenterai d'indiquer l'influence de quelques-uns d'entre eux, dans le but surtout de montrer que la perméabilité de la peau dépend de son état physiologique et peut subir de très grandes variations suivant les modifications de ce dernier.

Les expériences ont été faites sur des sacs de peau remplis de RINGER de concentration C_p et placés dans l'eau pure. Les variations de la perméabilité étaient mesurées par celles de l'augmentation de poids de ces sacs pendant un temps déterminé.

a) Un premier exemple, fort grossier à la vérité, de l'influence de l'état physiologique de la peau sur sa perméabilité à l'eau est celui de la différence qui existe entre la peau vivante et la peau morte. La façon elle-même dont la peau est tuée, c'est-à-dire dont sa structure est modifiée, influe beaucoup sur sa perméabilité, qui se trouve tantôt augmentée et tantôt dimi-

(1) SNYDER (1908) avait trouvé des valeurs du même ordre mais très variables ; de 1,8 à 3,4. Cette variabilité tient probablement à ce qu'il mesurait la vitesse de réhydratation d'animaux qui avaient perdu une quantité d'eau variable et que ces vitesses étaient différentes.

nuée, cela dans des proportions variables, comme le montrent les chiffres du tableau XXXIII qui représentent en milligrammes les quantités d'eau absorbées en 2 heures par les mêmes sacs, la peau étant vivante d'abord, morte ensuite.

TABLEAU XXXIII.
Quantité d'eau absorbée en 2 heures (en mg.).

peau vivante	65	80	peau tuée par la chaleur.....	10	15
«	50	60	peau tuée par l'éther à 10 p. 100 ..	55	100
«	85	65	peau desséchée pendant plusieurs heures.....	100	75

b) Les anesthésiques modifient également la perméabilité, dans le sens d'une augmentation. C'est ce que montre le tableau XXXIV qui contient les résultats obtenus avec l'éther et le chloroforme à des doses différentes.

TABLEAU XXXIV.

		Quantité d'eau absorbée en 2 h (en mg.)			
Anesthésique	Dose	Avant l'action de l'anesthésique		Après l'action de l'anesthésique	
Ether.....	0,2 p. 100	80	75	85	85
	0,4 «	110	60	120	65
Chloroforme	0,1 «	95	85	105	100
	0,5 «	70	85	90	100

L'action des anesthésiques est réversible lorsqu'elle n'a pas duré trop longtemps : l'absorption revient alors à sa valeur normale, après lavage soigneux des sacs pour éliminer toute trace de l'agent anesthésiant.

c) La peau détachée du corps reste vivante, semblable à elle-même pendant plusieurs heures, puis elle meurt lentement. Corrélativement, ses propriétés physiologiques ou physico-chimiques se maintiennent constantes pendant un certain temps, puis changent de valeur. Ce temps est de l'ordre de 6 à 12 heures pour les propriétés suivantes : consommation

d'oxygène (ABDERHALDEN et WERTHEIMER, 1921, ADOLPH, 1929), résistance électrique (SCHWARTZ, 1913), différence de potentiel entre les deux faces (DU BOIS-REYMOND, 1857), perméabilité irréciproque vis-à-vis du glucose (PRZYLECKI, 1924). Il doit en être de même de la perméabilité à l'eau ; effectivement, si on suit les variations en fonction du temps de la quantité d'eau absorbée par les sacs de peau placés dans de l'eau pure et contenant du RINGER, on constate qu'elle est sensiblement constante pendant les 10 premières heures environ, puis qu'elle augmente ensuite assez rapidement. Voici quelles sont en milligrammes les quantités d'eau absorbées par les sacs formés avec les deux pattes postérieures d'une même Grenouille : (toutes les 3 heures environ, le RINGER était renouvelé à l'intérieur des sacs, pour éviter l'influence éventuelle des modifications de la concentration intérieure) :

Quantité d'eau absorbée pendant 1 heure (en mg.) au bout de :

	1 h.	3 h.	5 h.	8 h.	11 h.	12 h.	13 h.
1 ^{re} patte.....	35	45	40	30	55	70	110
2 ^e patte.....	35	40	40	35	70	60	100

Cette variation en fonction du temps montre qu'on ne peut comparer entre elles que les mesures faites sur des fragments de peau isolés du corps depuis moins de 10 heures. Les chiffres d'absorption donnés pour des temps supérieurs sont sans valeur. Il en est ainsi en particulier des chiffres de MAXWELL qui a fait des mesures au bout de 24 heures et même de 48 heures.

d) La perméabilité se modifie également lorsque la peau est exposée par sa face interne à une concentration différente de la concentration physiologique. La peau des pattes postérieures d'une Grenouille a servi à faire deux sacs aussi identiques que possible au point de vue de l'étendue de la surface absorbante. L'un d'entre eux a été utilisé comme témoin et rempli de RINGER de concentration C_0 , l'autre de RINGER de concentration différente ou d'eau pure ; au bout de 1 à 2 heures, le deuxième a été vidé et rempli comme le premier de RINGER de concentration C_p , puis tous les deux ont été plongés

dans l'eau pure et les quantités d'eau absorbées pendant une heure ont été mesurées comparativement (tableau XXXV).

TABLEAU XXXV.

Quantité d'eau absorbée en 1 heure (en mg.).

Après action de l'eau distillée	35	témoin	55 (a)
« du Ringer de conc. $C_p \times 0,25$	40	«	65
« « « $C_p \times 0,75$	65	«	85
« « « $C_p \times 1,25$	50	«	60

On voit que le contact prolongé de l'eau pure ou d'une solution de concentration différente de la concentration physiologique avec sa face interne a modifié la perméabilité de la peau dans le sens d'une diminution.

Cette observation va nous permettre de comprendre les résultats de MAXWELL et de PRZYLECKI qui constatent une diminution de la vitesse de passage de l'eau quand, après avoir fait agir du côté interne de la peau des solutions de concentration peu différente de la concentration physiologique et du côté externe des solutions de concentration moindre, ils renversent le dispositif. (J'ai indiqué au début de ce chapitre qu'ils tiraient argument de cette diminution de vitesse en faveur d'une polarité de la peau pour l'eau). Cette diminution s'explique entièrement par le fait que, lorsqu'ils agissent ainsi, le côté physiologiquement interne de la peau se trouve en contact avec une solution de concentration différente de la concentration physiologique. C'est ce que montre l'expérience suivante : la peau des pattes postérieures d'une Grenouille est utilisée à faire 2 sacs. Dans l'un, la peau est orientée normalement, le côté physiologiquement interne étant tourné vers l'extérieur, alors que dans l'autre elle est orientée en sens inverse. Les deux sacs sont ensuite remplis de RINGER et placés dans de l'eau pure. Les quantités d'eau absorbées par eux pendant 3 heures ont été les suivantes :

Sacs à orientation normale	100	145
Sacs à orientation inverse	60	80

La diminution est du même ordre que celle que l'on constate dans l'expérience qui est rappelée plus haut (tableau XXXV, a), donc s'explique entièrement par la même cause. Elle ne peut être invoquée comme un argument en faveur d'une polarité de la peau pour l'eau.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Rôle de l'osmose. — Les expériences ont consisté à examiner les modifications de l'absorption qui se produisent lorsqu'on fait varier la concentration du milieu extérieur à la peau.

1. Les expériences faites sur les Grenouilles entières n'ont pas permis de formuler une conclusion nette, la précision des mesures n'étant pas suffisante. Les expériences effectuées sur la peau isolée, dont le pouvoir absorbant a été vérifié être le même que celui de la peau en place, ont permis d'affirmer que la peau n'a pas de rôle actif dans l'absorption d'eau : le sens de passage est défini dans tout les cas par le sens de la différence de pression osmotique entre les milieux qui baignent ses deux faces ; il est dirigé de la pression la plus basse vers la plus élevée ; la vitesse de passage est indépendante du sens de la différence de pression osmotique par rapport à l'orientation normale de la peau, à la condition toutefois que la pression osmotique du côté interne ne soit pas trop différente de la pression normale.

2. Lorsque des Grenouilles sont placées dans une solution de pression osmotique égale ou supérieure à celle de leur milieu intérieur, elles absorbent de l'eau à partir de cette solution au bout d'un temps variable qui croît avec la concentration de la solution ; le mouvement de l'eau paraît ainsi se faire contre les forces osmotiques. Il n'en est rien car on constate que lorsque le phénomène se produit, le milieu intérieur est plus concentré que le milieu extérieur.

3. La peau possède la propriété de faire passer des sels d'une solution moins concentrée vers une solution plus concentrée. C'est là une propriété qui est commune à un grand nombre de téguments. Dans le cas présent elle est liée à l'intégrité physiologique de la peau ; elle est supprimée ou diminuée lorsqu'on fait agir sur la peau des anesthésiques ou certains

poisons, ou lorsqu'on modifie d'une façon importante la concentration du milieu qui baigne la face interne. Elle est probablement liée à la différence de potentiel qui existe entre les deux faces de la peau vivante.

Rôle de la perméabilité de la peau. — Si l'absorption ne dépend qualitativement que de la différence de pression osmotique entre le milieu extérieur et le milieu intérieur, quantitativement elle dépend aussi de la perméabilité de la peau qui règle la vitesse avec laquelle l'eau la traverse sous l'influence de cette différence de pression.

1. La perméabilité de la peau est sensiblement du même ordre de grandeur que celle de la paroi des capillaires, beaucoup plus considérable que celle des membranes cellulaires (érythrocytes de Mammifères ou œufs d'Oursins), un peu plus grande que celle des membranes de collodion.

2. Les facteurs propres à la peau qui déterminent sa perméabilité sont plus complexes que ceux qui interviennent dans une membrane inerte comme une membrane de collodion : le coefficient de température des échanges est en effet à peu près deux fois plus élevé dans le cas de la peau.

3. La perméabilité est modifiée par les facteurs qui altèrent le fonctionnement normal des cellules, en général dans le sens d'une augmentation ; ainsi agissent les anesthésiques, certains poisons, le contact avec la face interne d'une solution de concentration différente de la concentration normale, facteurs qui déjà suppriment la propriété de la peau de faire passer des sels d'une solution moins concentrée vers une solution plus concentrée.

CHAPITRE II.

La régulation de la teneur en eau dans l'eau et dans les solutions salines.

1. La régulation dans l'eau.

Dans l'eau, la Grenouille a une teneur en eau fixe, il y a donc entre les quantités d'eau qui entrent par la peau et celles qui sortent par les reins un équilibre tel qu'elles se compensent exactement. La question qui se pose est de savoir comment s'effectue cette compensation, si c'est par réglage de l'absorption sur l'élimination, ou par réglage inverse.

I. PRZYLECKI (1922) a fourni des arguments expérimentaux qui sont favorables à la première solution :

1° Ayant effectué sur quelques Grenouilles la ligature de l'un des deux uretères et mesuré l'augmentation de poids du corps au bout de 24 heures, puis au bout de 48 heures, chez ces animaux placés dans l'eau avec l'anus lié, il constate que cette augmentation n'est que la moitié de ce qu'elle est chez des animaux témoins à uretères intacts placés dans les mêmes conditions (8,6 p. 100 du poids en 24 heures au lieu de 16,5 p. 100 et 16,5 p. 100 en 48 heures au lieu de 30 p. 100).

2° Sur d'autres Grenouilles, il ligature les deux uretères : les augmentations de poids sont très inférieures à celles des témoins (9,9 p. 100 du poids au bout de 36 heures au lieu de 23,3 p. 100) ; elles deviennent nulles au bout de 3 jours environ.

Ces résultats ne peuvent s'interpréter qu'en supposant que lorsque l'animal est dans l'eau, ses reins travaillent à plein rendement et que la quantité d'eau absorbée se règle exactement sur la quantité éliminée. Or le mécanisme de ce réglage est fort difficile à concevoir, étant donné ce qui a été dit au chapitre précédent du mécanisme de l'absorption. Il est impossible en effet de supposer des modifications de la pression

osmotique interne telles que l'absorption tombe à la moitié de sa valeur comme dans la première expérience, ou s'annule complètement comme dans la deuxième. Il faudrait supposer des modifications de la perméabilité de la peau par intervention d'un mécanisme nerveux ou humoral, mais là encore il est bien difficile de concevoir que cette perméabilité devienne nulle.

Devant ces difficultés d'interprétation, j'ai repris les expériences de PRZYLECKI et je suis arrivé à des résultats tout différents.

1. J'ai constaté tout d'abord que la ligature d'un seul uretère (1) ne modifiait en rien le débit de l'eau : 4 animaux ayant subi cette opération ont été placés dans l'eau en même temps que 4 animaux témoins de poids respectivement égaux à ceux des premiers, les uns et les autres avec l'anus lié ; les augmentations de poids ont été les suivantes (en g.) :

Exp. n° 1 (durée 5 h.): opérés	3,1	4,9	témoins	3,9	4,7
Exp. n° 2 (" 20 h.): " "	6,1	8,1	" "	5,9	7,0

Après enlèvement de la ligature, les animaux opérés sont revenus comme les témoins à leur poids initial.

2. Des animaux dont les deux uretères avaient été ligaturés ont augmenté de poids dans l'eau d'une façon continue et, au moins pendant les 48 premières heures, sensiblement de la même quantité que chez les témoins de même poids à anus lié. Voici les augmentations de poids obtenues pour 2 d'entre eux (en p. 100) :

En 24 heures : uretères liés	41	34	témoins	39	35
En 48 heures : " "	79,5	64	" "	77	67

Ce n'est qu'au bout de 48 heures que l'absorption a commencé à diminuer d'une façon sensible, mais elle s'est poursuivie sans jamais s'annuler pendant encore plusieurs jours jusqu'à la mort des animaux.

(1) L'opération est facile à faire chez le mâle : la peau et les muscles de la paroi abdominale sont incisés suivant une ligne parallèle à la ligne médiane, et non suivant cette dernière, en raison de la présence de la veine abdominale ; l'ouverture ainsi produite est maintenue béante à l'aide d'un écarteur, la vessie est tirée vers l'extérieur et vers le bas et maintenue dans cette position, les uretères sont ensuite facilement découverts, après écartement des anses intestinales et du rectum, et ligaturés à leur départ du rein. Chez les femelles, l'opération est beaucoup moins aisée à cause de la masse des ovaires et des oviductes qui remplissent la partie inférieure de la cavité abdominale et rendent la recherche des uretères très difficile.

3. Dans une troisième série d'expériences, j'ai injecté une certaine quantité d'eau distillée dans le sac lymphatique ventral de plusieurs animaux. La quantité d'eau absorbée n'a été modifiée en rien ; seule la quantité d'urine a augmenté et est restée supérieure à la normale, jusqu'à ce que toute l'eau injectée ait été éliminée. Voici les chiffres obtenus sur 3 animaux (durée de l'expérience 8 heures) :

Avant injection : eau absorbée et urine (en g.).....	4,7	5,4	3,2
Après injection de 3 cm ³ d'eau : eau absorbée (en g.).	4,8	5,1	2,9
urine (en g.)	7,0	7,4	6,0

L'expérience a été faite également sur 2 animaux ayant un uretère lié, et les résultats ont été les mêmes.

De ces trois séries d'expériences, on peut tirer les conclusions suivantes :

1° les reins ne fonctionnent pas à plein rendement lorsque l'animal est dans l'eau ; ils sont capables d'éliminer une quantité d'eau bien supérieure à celle qu'ils éliminent normalement ; un seul d'entre eux est capable de former autant d'urine que les deux réunis (expériences n° 1 et n° 3).

Cette propriété d'éliminer de grandes quantités d'eau, qui se manifeste déjà dans les conditions normales, mais qui apparaît surtout dans les conditions expérimentales peut être mise en relation avec le fait signalé par SCHLIEPER (1935) que l'index rénal ou rapport de la surface filtrante (glomérules) à la surface absorbante (tubules) a une valeur élevée chez les Batraciens. Cependant cette relation n'est pas absolue : d'après STEINBACH (1927), l'index rénal dans les différentes espèces de Batraciens ne paraît pas en rapport avec la quantité d'eau qu'ils sont appelés à éliminer dans les conditions normales de la vie de chaque espèce ; si l'indice de *Salamandra maculosa* (7,5) est plus faible que celui de *Rana esculenta* (15), celui de *Bufo vulgaris* est voisin de celui de *R. esculenta* (11,5) et celui de *Triton alpestris* (6) est inférieur à celui de *S. maculosa*.

2° L'absorption d'eau par la peau est indépendante du fonctionnement des reins : elle garde sa valeur lorsque ce dernier s'arrête (expérience n° 2). Ce dernier résultat se comprend de lui-même : lorsque les reins cessent de fonctionner, la pression osmotique du milieu interne ne varie pas tout au

début ; elle ne diminue ensuite que d'une façon assez peu sensible comme conséquence de l'envahissement de l'organisme par l'eau, et ce n'est qu'au bout de 48 heures que cette diminution devient sensible. PRZYLECKI lui-même a montré en effet, sur des Grenouilles à uretères liés placées dans l'eau, que le Δ du sang est encore égale à 0,45 au bout de 48 heures, sa valeur normale étant 0,47.

II. ADOLPH (1927) a donné d'autres arguments tendant à montrer également que la quantité d'eau éliminée par les reins est indépendante de la teneur en eau de l'organisme, et que c'est dans le mécanisme de l'absorption qu'il faut rechercher une explication du maintien de la teneur en eau. Ces arguments sont les suivants : 1° les échanges sont proportionnels au poids du corps ; or précisément la surface et l'activité du rein, du moins chez les Mammifères, sont proportionnelles au poids du corps. 2° Il n'y a pas de relation entre les variations du poids du corps et celles de la quantité d'urine, lorsque la température varie ; en particulier, aux températures élevées, la teneur en eau diminue beaucoup alors que la quantité d'urine augmente. 3° Des Grenouilles ayant subi une perte d'eau importante (de l'ordre de 15 à 20 p. 100 de l'eau totale) excrètent, lorsqu'elles sont replacées dans l'eau, juste autant d'urine et même légèrement davantage que des Grenouilles normales, bien qu'elles regagnent pendant ce temps leur poids initial.

J'ai déjà réfuté le premier argument dans un chapitre antérieur en montrant que les échanges sont proportionnels non pas au poids du corps mais à la surface. Le deuxième argument est facile à réfuter également : la non concordance observée entre les variations de teneur en eau et celles de la quantité d'urine résulte simplement du fait que le rein n'est pas le seul facteur de la teneur en eau, il y en a d'autres, parmi lesquels l'imbibition des tissus, qui varie avec la température d'une façon différente des échanges. En ce qui concerne le troisième argument, les expériences qui suivent permettent d'y répondre : 3 Grenouilles, dont les poids respectifs étaient 59 g., 80 g.,5 et 61 g., ont été exposées au courant d'air d'un ventilateur, de telle sorte qu'elles ont perdu des quantités d'eau égales respectivement à 17 p. 100, 15,5 p. 100 et 17 p. 100 du poids du corps ; elles ont été placées ensuite dans l'eau, l'augmentation du poids du corps et la quantité d'urine for-

mée ont été mesurées à différentes reprises au cours des 24 heures qui ont suivi (tableau XXXVI).

TABLEAU XXXVI.

Temps (en h.) compté à partir de la mise dans l'eau		2,5	4,5	6,0	8,0	24,0
Augmentation de poids en p. 100 du poids initial	Gren. n° 1	12,0	14,5	15,5	17,0	17,0
	Gren. n° 2	11,0	13,0	14,0	15,0	15,0
	Gren. n° 3	8,0	12,0	15,5	17,0	17,0
Quantité d'urine (en g.)	Gren. n° 1	0	1	3	5	15
	Gren. n° 2	0	2	3	6	16
	Gren. n° 3	0	0	2	4	13

De ces chiffres, il ressort que, contrairement à l'opinion d'ADOLPH, la quantité d'urine secrétée n'est pas indépendante de la teneur en eau : elle est nulle ou faible tant que celle-ci est inférieure à la normale ; elle redevient égale à la normale lorsque celle-ci le redevient également.

En résumé, les expériences et les raisonnements qui précèdent prouvent d'une façon évidente que lorsque la Grenouille est dans l'eau pure, c'est la quantité d'eau éliminée par les reins qui est fonction de la quantité d'eau introduite dans l'organisme et non l'inverse. Il en résulte les conséquences suivantes : la teneur en eau est réglée par les reins, toutes choses étant égales par ailleurs — la grandeur du mouvement d'eau est déterminé uniquement par les facteurs qui règlent l'absorption et non par ceux qui déterminent l'élimination.

2. La régulation dans les solutions salines.

I. Des Grenouilles vertes ont été placées par lots de 3 dans des solutions de RINGER dont les concentrations étaient égales respectivement à $C_p \times 0,25$, $C_p \times 0,5$, C_p , $C_p \times 1,2$, $C_p \times 1,4$, $C_p \times 1,6$. Leurs variations de poids ont été notées d'une façon régulière pendant une période de 10 jours. Seules, les Grenouilles des lots n° 1 et n° 2 ont survécu aussi longtemps ; celles des autres lots sont mortes entre le 3^e jour (lot n° 6) et le 9^e jour (lot n° 3). Pour chaque lot, les variations de poids ont été calculées d'une façon globale en p. 100 du poids initial (tableau XXXVII).

Ces variations sont représentées graphiquement sur la figure 11.

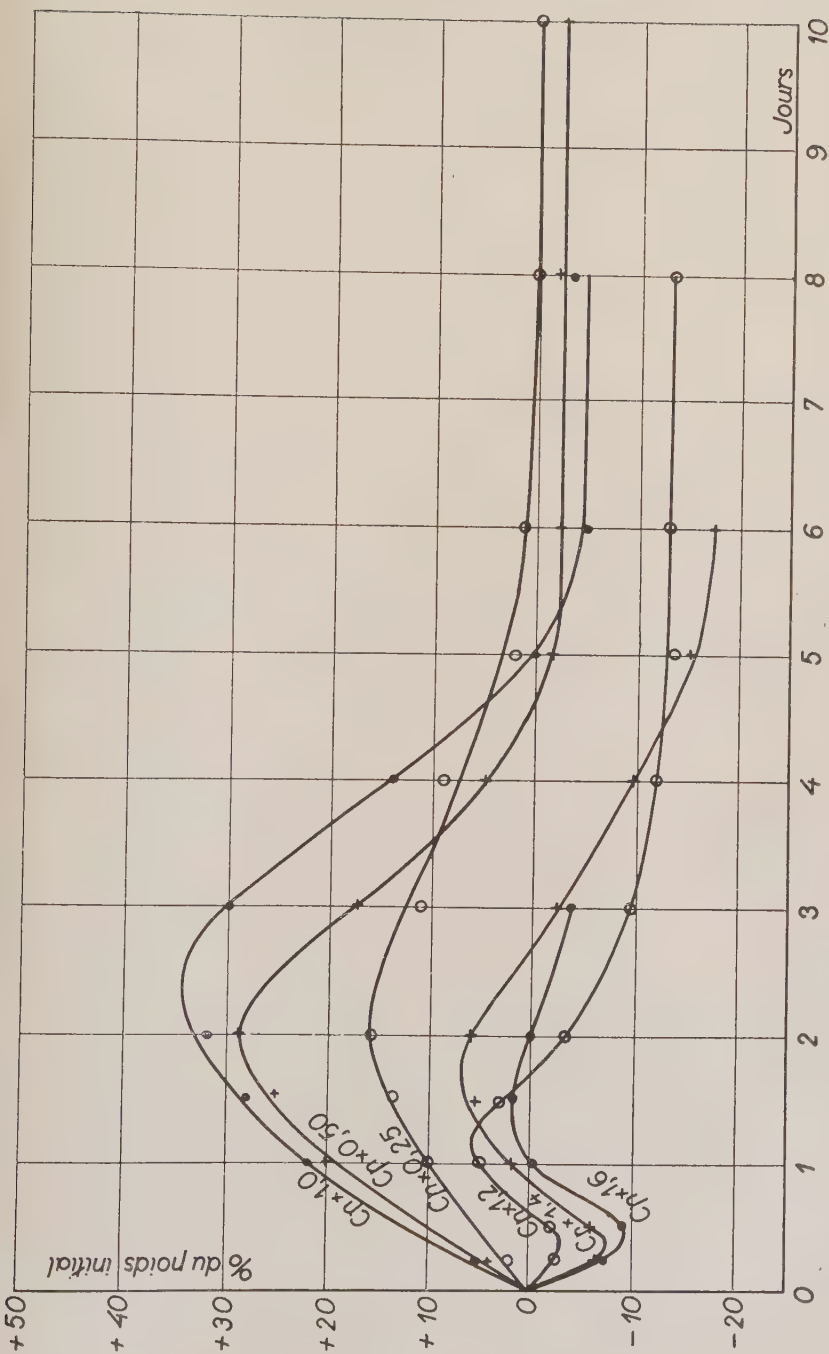


FIGURE 11.
Variation du poids en fonction du temps chez des Grenouilles rousses
placées dans des solutions de RINGER de concentrations variées.

TABIEAU XXXVII.

Concen- tration	Variation de poids en p. 100 du poids initial au bout de :										
	6 h.	12 h.	24 h.	36 h.	48 h.	3 j.	4 j.	5 j.	6 j.	8 j.	10 j.
$C_p \times 0,25$	2	—	10	13,5	16	11	9	2	1	0	0
$C_p \times 0,5$	4	—	20	25	29	17	5	— 2	— 3	— 2,5	— 3
$C_p \times 1$	2	—	22	28	32	30	14	0	— 5	— 3	—
$C_p \times 1,2$	— 2,5	— 2	5	3	— 3	— 9,5	— 12	— 14	— 13	— 13	—
$C_p \times 1,4$	— 6,5	— 6	2	5,5	6	— 2	— 10	— 16	— 17,5	—	—
$C_p \times 1,6$	— 7	— 9	0	2	0	— 3,5	—	—	—	—	—

Les choses se passent d'une façon différente dans les différentes concentrations. Dans celles qui sont inférieures à C_p , il se produit d'abord une augmentation de poids qui atteint un maximum au bout de 2 à 3 jours (ce maximum est égal à 16 p. 100 pour $C_p \times 0,25$ et à 29 p. 100 pour $C_p \times 0,5$), puis le poids diminue et s'établit au bout de 5 à 6 jours à une valeur fixe qui est sensiblement égale à sa valeur initiale. Dans les concentrations qui sont supérieures ou égales à $C_p \times 1,2$, le poids commence par diminuer pendant quelques heures (la diminution maxima varie de 2,5 p. 100 pour $C_p \times 1,2$ à 9 p. 100 pour $C_p \times 1,6$), puis il augmente de façon à atteindre au bout de 2 à 3 jours une valeur égale ou même supérieure à sa valeur initiale, après quoi il diminue de nouveau et tend vers une valeur qui semble fixe, mais qui est inférieure à la valeur initiale. Cette fixité est certaine pour $C_p \times 1,2$, où elle a été observée pendant plus de 48 heures, probable pour $C_p \times 1,4$ où l'observation a porté sur 24 heures ; pour $C_p \times 1,6$, l'animal meurt avant qu'un équilibre ne soit atteint. Dans la concentration égale à C_p , les choses se passent au début comme pour les concentrations inférieures et, à la fin, comme pour les concentrations supérieures.

Ainsi les Grenouilles sont capables de maintenir leur teneur en eau dans des solutions de RINGER dont la concentration est inférieure à la concentration de leur milieu intérieur, mais non dans celles dont la concentration lui est égale ou supérieure.

II. Il s'agit d'expliquer maintenant pourquoi les choses se passent ainsi qu'elles viennent d'être décrites. L'explication

repose avant tout sur le fait que le rein de la Grenouille est incapable de concentrer la plupart des sels qu'il élimine à un taux supérieur à celui qu'ils ont dans le sang. C'est là un fait qui semble incontestable car il repose sur de nombreuses observations :

1. BRUNACCI (1912) a indiqué le premier d'une façon très nette la faible concentration de l'urine en ses différents constituants.

TODA et TAGUCHI (1913) ont confirmé cette observation en montrant que l'urine a une pression osmotique bien inférieure à celle du sang (son Δ varie de 0,085 à 0,120, alors que celui du sang est voisin de 0,45).

PRZYLECKI a étudié la question d'un point de vue expérimental (PARNAS, 1921). Il a injecté des solutions de sulfate et de chlorure de sodium à des Grenouilles, et il a constaté que, lorsqu'elles étaient dans l'eau, le sel était simplement excrété sous forme d'une urine abondante et extrêmement diluée ; lorsqu'elles étaient maintenues au sec, au contraire, la concentration de l'urine augmentait comme celle du sang, et se rapprochait graduellement de celle-ci. Plus la concentration des sels dans l'urine et dans le sang augmentait, plus la quantité d'urine était faible, mais finalement l'anurie et la mort se produisaient avant que la concentration de l'urine n'ait atteint celle du sang.

CRANE (1927), opérant sur *Rana catesbiana*, a déterminé par dosage direct les concentrations respectives dans le sang et dans l'urine normaux des corps suivants : chlorures, bicarbonates, phosphates, urée, acide urique. Il résulte de ses observations que les chlorures et les bicarbonates sont beaucoup plus concentrés dans le sang que dans l'urine (de 5 à 100 fois), et que les phosphates y sont un peu plus concentrés (seuls, l'urée et l'acide urique y sont moins concentrés, de 6 à 8 fois pour l'urée, 1,5 fois pour l'acide urique). Elle a fait des injections répétées dans les sacs lymphatiques de certains sels : NaCl , CO_3NaH , PO_4NaH_2 et $\text{PO}_4\text{Na}_2\text{H}$ à des concentrations variant de 0,5 à 2 p. 100 de façon à obtenir une concentration élevée de ces sels dans le sang. Les résultats obtenus ont été les suivants : la concentration du chlorure et du bicarbonate de sodium a toujours eu une valeur plus faible dans l'urine que dans le sang, sauf dans la période pré-mortelle, lorsque l'animal était complètement intoxiqué, où elle a pu atteindre dans certains cas la même valeur et même

une valeur supérieure. Par contre les phosphates ont pu se concentrer dans l'urine jusqu'à 5 ou 6 fois.

ADOLPH (1927) a observé également que le chlorure de sodium ne se concentre pas dans l'urine.

2. Voici quelques observations personnelles qui confirment ces données et qui les mettent plus directement en rapport avec les faits qui ont été décrits plus haut pour les solutions de RINGER.

J'ai injecté des solutions de RINGER dans le sac lymphatique d'un certain nombre de Grenouilles, placées soit dans l'air saturé d'humidité, la sécrétion d'urine étant arrêtée, soit dans l'eau. La quantité injectée était fixe et égale à 10 centimètres cubes, soit environ 6 à 8 p. 100 du poids du corps qui variait de 58 à 77 grammes, mais la concentration était variable et égale soit à $C_p \times 0,5$, soit à C_p , soit à $C_p \times 1,5$. Pour chaque concentration, l'injection a été faite sur 3 animaux.

A) *Grenouilles placées dans l'air saturé d'humidité.* — L'élimination de la solution a été complète en 2 à 3 jours. La quantité totale d'eau éliminée a été mesurée par la perte de poids totale. La concentration de l'urine recueillie au bout de 48 heures (1) a été calculée à partir de la mesure de l'abaissement du point de congélation. Les résultats figurent dans le tableau XXXVIII.

TABEAU XXXVIII.

Concentration de la solution injectée	Quantité d'urine totale (en g.)			Concentration de l'urine		
$C_p \times 0,5$	11,2	10,5	11,4	$C_p \times 0,46$	$\times 0,48$	$\times 0,48$
$C_p \times 1$	13,3	12,0	14,2	$C_p \times 0,75$	$\times 0,77$	$\times 0,72$
$C_p \times 1,5$	17,4	16,1	17,0	$C_p \times 0,85$	$\times 0,88$	$\times 0,90$

B) *Grenouilles placées dans l'eau.* — Dans une première expérience, j'ai déterminé les variations de poids subies par les animaux après l'injection : pour la concentration $C_p \times 0,5$, l'élimination de la solution a été rapide, le poids des animaux a commencé à diminuer aussitôt après l'injection et il est revenu à sa valeur primitive au bout de 5 à 6 heures ;

(1) Une petite canule de verre fermée par un tube de caoutchouc ligaturé avait été introduite dans le cloaque des animaux suivant la technique indiquée dans l'introduction et l'urine était recueillie dans un tube par pression de la vessie.

pour la concentration C_p , l'élimination de l'eau n'a commencé que 2 heures après l'injection et elle a été complète au bout de 8 à 10 heures ; pour la concentration $C_p \times 1,5$, les animaux ont commencé par augmenter de poids pendant 2 à 3 heures et l'élimination n'a été complète qu'au bout de 15 à 18 heures.

Dans une seconde expérience, j'ai déterminé la concentration de l'urine recueillie pendant le temps nécessaire pour que l'animal revînt à son poids primitif (tableau XXXIX).

TABLEAU XXXIX.

Concentration de la solution injectée	Concentration de l'urine		
$C_p \times 0,5$	$C_p \times 0,33$	$\times 0,28$	$\times 0,31$
$C_p \times 1$	$C_p \times 0,54$	$\times 0,47$	$\times 0,50$
$C_p \times 1,5$	$C_p \times 0,56$	$\times 0,62$	$\times 0,60$

Des observations précédentes ressortent les faits suivants :

a) Dans tous les cas la concentration de l'urine recueillie est inférieure à la concentration normale du sang, l'urine est toujours hypotonique au plasma, ce qui confirme purement et simplement les résultats des auteurs cités plus haut.

b) Lorsque les Grenouilles sont dans l'air humide, et qu'elles n'ont par suite à leur disposition aucune source d'eau extérieure à leur organisme, la quantité d'eau éliminée est supérieure à la quantité d'eau injectée, ce qui signifie qu'elles empruntent de l'eau à leur organisme pour éliminer le sel injecté : l'élimination d'une solution de concentration égale ou supérieure à celle du sang produit une déshydratation partielle de l'animal.

c) Lorsque les Grenouilles sont dans l'eau, et qu'elles ont ainsi à leur disposition une quantité d'eau illimitée, elles utilisent cette eau pour diluer la solution injectée qui peut ainsi être éliminée sans emprunt d'eau à l'organisme ; la dilution est plus grande pour les solutions concentrées ; cela tient au fait que l'élimination s'étend sur une durée plus longue et aussi à ce que la quantité d'eau absorbée pendant un temps déterminé est plus grande, la concentration du milieu interne ayant augmenté. Lorsque la concentration est supérieure à celle du sang, il y a d'abord rétention d'eau au niveau des tissus.

3. A la lumière des faits précédents, il est facile maintenant d'expliquer les variations de poids observées sur les Grenouilles placées dans les solutions de RINGER :

1° Dès qu'une Grenouille est placée dans une de ces solutions, de quelque concentration qu'elle soit, il y a pénétration de sels à travers la peau et ceux-ci sont éliminés par les reins. Il se produit en effet à ce moment une augmentation de la concentration de l'urine : alors que normalement son Δ est égal à 0,06, j'ai observé pour l'urine totale recueillie au bout de 12 heures sur 3 Grenouilles placées dans la concentration $C_p \times 0,5$ un Δ égal à 0,09. ADOLPH a vu pareillement que dans des solutions de chlorure de sodium dont la concentration était égale sensiblement à C_p , le Δ de l'urine passe de 0,04 à 0,12 au bout de 20 à 40 heures.

2° Mais l'élimination des sels par les reins n'est que partielle et ils s'accumulent dans l'organisme dont la concentration intérieure augmente. C'est un fait sur lequel j'ai insisté au chapitre précédent. Contre cette augmentation, l'organisme se défend par une accumulation parallèle d'eau ; il se produit un véritable œdème. L'eau s'accumule surtout dans la lymphe, dont la quantité augmente : dans les sacs lymphatiques sous-cutanés en particulier, il devient possible de recueillir, à l'aide d'une pipette par exemple, une quantité notable de liquide, de l'ordre de plusieurs centimètres cubes, alors que normalement on ne peut en recueillir qu'une quantité très faible, inférieure à 1 centimètre cube. Ceci explique l'augmentation de poids que l'on constate dès le début pour les concentrations inférieures ou égales à C_p , un peu plus tard pour les concentrations supérieures, car dans ce dernier cas il se produit d'abord une diminution de poids qui correspond à une perte d'eau par la peau, qui ne s'arrête que lorsque la concentration intérieure devient égale à la concentration extérieure.

Pendant que se produit cette accumulation d'eau, la concentration interne augmente, mais d'une quantité assez faible : effectivement la quantité d'eau absorbée qui varie d'une façon parallèle à cette dernière n'augmente que faiblement. Par contre, la quantité d'urine diminue. Voici par exemple les chiffres obtenus sur 2 Grenouilles placées respectivement dans des solutions de concentration $C_p \times 0,5$ et $C_p \times 1,2$:

		de la 3 ^e à la 8 ^e h.	de la 8 ^e à la 14 ^e h.	de la 18 ^e à la 24 ^e h.
G. n° 1.	eau absorbée (en mg.)	210	230	260
(Poids : 21 g.).	urine..... («)	45	30	20
G. n° 2.	eau absorbée («)	négative	120	145
(Poids : 22 g.,5)	urine..... («)	25	20	15

La quantité d'eau absorbée et à fortiori la quantité d'eau éliminée ont des valeurs nettement inférieures à leur valeur normale qui, pour les Grenouilles prises comme exemples, seraient de 300 milligrammes environ par heure.

Ceci vient encore à l'encontre d'une affirmation de ADOLPH, selon laquelle l'urine recueillie en 24 heures ne varie pas, tant que la Grenouille est placée dans des solutions de concentrations inférieures à la concentration normale du milieu interne, affirmation qui constitue pour lui un argument de plus en faveur de l'hypothèse que le rein élimine de l'eau indépendamment de la quantité d'eau absorbée.

3° La quantité des sels éliminée par les reins va en augmentant à mesure que le séjour dans la solution se prolonge, et, à un moment donné, elle devient égale à la quantité de sels qui entre ; le rein s'adapte en quelque sorte à une élimination plus importante de sels (1). Deux cas peuvent alors se présenter :

1^{er} cas. — La solution qui pénètre dans l'animal est plus concentrée que le milieu interne ; comme le rein ne peut pas concentrer l'urine plus que le sang, nécessairement la quantité d'eau éliminée doit être supérieure à la quantité d'eau absorbée ; le surplus est emprunté à l'organisme, comme dans le cas indiqué plus haut de l'élimination d'une solution plus concentrée que le sang injectée sous la peau d'un animal en équilibre de poids dans l'air humide. A ce moment là, l'animal se déshydrate par les reins et son poids diminue. Mais la déshydratation a pour effet d'augmenter la concentration interne de l'animal, ce qui produit une augmentation de la quantité d'eau et une diminution de la quantité de sels absorbés. Il en résulte que la concentration de la solution qui

(1) Voici un fait qui montre bien la réalité de cette adaptation : 2 Grenouilles ont été portées d'une solution de concentration $C_p \times 0,25$ après retour à leur poids initial dans une solution de concentration $C_p \times 0,5$: il ne s'est produit aucune augmentation de poids, tout le sel a d'emblée été éliminé.

entre diminue, et qu'à un moment donné elle pourra devenir égale à la concentration du sang. A partir de ce moment, il peut y avoir théoriquement équilibre, puisque la solution qui entre peut être éliminée entièrement ; en réalité, l'équilibre ne s'établit que lorsque la concentration de cette dernière est un peu inférieure à la concentration du sang. Le degré de déshydratation atteint avant que l'équilibre ne s'établisse sera évidemment variable avec la concentration extérieure et sera d'autant plus grande que celle-ci est elle-même plus élevée.

2° cas. — La solution qui pénètre est moins concentrée que le sang ; elle peut être éliminée sans que l'organisme ne se déshydrate, il peut même y avoir élimination d'une quantité plus grande de sels, et ainsi ceux qui s'étaient accumulés primitivement dans l'organisme peuvent être éliminés progressivement, l'animal revient alors à sa concentration et également à sa teneur en eau initiales.

Ainsi les Grenouilles pourraient vivre dans des solutions de Ringer de concentration inférieure à la concentration normale de leur sang, puisque cela n'entraîne aucune modification de cette dernière ni de leur teneur en eau. Elles ne peuvent vivre longtemps dans des concentrations supérieures, car il se produit une augmentation de leur concentration interne qui amène des troubles dans l'organisme. Il semblerait donc qu'elles puissent s'adapter dans une certaine mesure à l'eau saumâtre et c'est cette question qui va être étudiée maintenant.

III. Auparavant, je voudrais signaler une observation qui, bien qu'en dehors de la discussion actuelle, trouve sa place ici : l'augmentation de poids qui se produit au début du séjour des animaux dans les solutions de Ringer, et qui correspond à l'accumulation de sels dans l'organisme, n'a pas lieu dans n'importe quelle solution saline. C'est ce que montre le tableau XL qui représente les variations de poids observées sur des Grenouilles placées respectivement dans des solutions de chlorure de sodium, de chlorure de potassium ou de chlorure de calcium, employées les unes et les autres aux trois concentrations suivantes : $C_p \times 0,25$, $C_p \times 0,5$ et C_p (les variations indiquées se rapportent chacune à un groupe de trois animaux).

TABLEAU XL.

Solution employée	Variation de poids (en p 100 du poids initial) au bout de :							
	2 h.	7 h.	17 h.	31 h.	46 h.	3 j.	4 j.	5 j.
NaCl $C_p \times 0,25$	4	8	8	6	0	—	—	—
» $C_p \times 0,5$	2	6,5	12	12	8	5	0	—
» C_p	0	4,5	18	22	20	20	14	0
KCl $C_p \times 0,25$	0	0	0	0	0	mortes	—	—
» $C_p \times 0,5$	0	0	0	0	mortes	—	—	—
» C_p	-4	-11	mortes	—	—	—	—	—
CaCl ₂ $C_p \times 0,25$	0	0	0	0	0	mortes	—	—
» $C_p \times 0,5$	0	0	0	0	mortes	—	—	—
» C_p	-6	mortes	—	—	—	—	—	—

Dans les solutions de NaCl, les variations sont à peu près les mêmes que dans les solutions de Ringer. Dans celles de KCl et de CaCl₂, il ne se produit aucune variation de poids pour les concentrations inférieures à C_p ; il y a diminution de poids pour cette dernière concentration. Ces résultats ne peuvent s'expliquer que par le fait que KCl et CaCl₂, contrairement à ce qui se passe pour NaCl, sont éliminées au fur et à mesure de leur introduction dans l'organisme. Pour les concentrations inférieures à C_p , ils entrent à l'état de solution moins concentrée que le sang et peuvent donc être éliminés sans emprunt d'eau à l'organisme ; pour la concentration C_p , ils entrent à l'état de solution plus concentrée que le sang et ils sont éliminés avec déshydratation partielle de l'organisme (la perte de poids constatée correspond en effet à une quantité d'urine plus importante que la quantité d'eau entrée par la peau).

Le rôle particulier joué par le chlorure de sodium dans la rétention d'eau chez la Grenouille est à rapprocher du rôle qu'on lui attribue généralement dans la pathogénie des oedèmes chez l'Homme.

ADAPTATION ÉVENTUELLE DES GRENOUILLES A L'EAU SAUMÂTRE.

1. Sur une indication de FRÉDÉRICQ ayant dit avoir pêché d'un même coup de filet des Grenouilles et des Crabes dans des fossés traversant un polder près de Roscoff, BERTIN (1920)

s'est livré en ce lieu à une étude de l'adaptation possible de ces Grenouilles (*Rana temporaria*) à l'eau saumâtre. Il en a rencontré, en nombre assez grand, dans les parties du polder les plus proches de la digue qui le sépare de la mer, là où la végétation est formée de plantes maritimes, Jones marins et Salicornes. Il n'en a jamais trouvé séjournant dans les rigoles pleines d'eau de cette région du polder : elles peuvent s'y réfugier momentanément, lorsqu'on les chasse, mais elles tendent à regagner le sol le plus vite possible. Des mesures cryoscopiques ont montré que le Δ de l'eau de ces fossés était égal à 0,54, ce qui correspond à une salinité d'environ 9 p. 1000 en chlorure de sodium. Lorsqu'on y place des Grenouilles recueillies au voisinage, elles y meurent rapidement au bout d'un temps voisin de 6 heures. Ces mêmes Grenouilles meurent rapidement, en moins de 24 heures, dans les mélanges artificiels d'eau douce et d'eau de mer dès que leur salinité dépasse 7 p. 1000. Ce n'est que dans des solutions dont la salinité est inférieure à 3 p. 1000 qu'elles peuvent survivre un temps assez long. Il ne semble donc pas que les Grenouilles, même vivant dans une région saumâtre, soient réellement adaptées à l'eau salée. Cependant des mesures cryoscopiques faites sur leur sang ont donné un Δ égal à 0,528, supérieur au Δ normal qui est égal à 0,46. BERTIN interprète ce fait comme étant l'indice d'un début d'adaptation à l'eau salée.

2. J'ai eu l'occasion de faire pendant l'été 1933 un certain nombre d'observations sur le même polder et je n'ai jamais rencontré de Grenouilles dans la région « salée » du polder. Je n'en ai trouvé, en assez grande abondance d'ailleurs, que dans la région située loin de la digue dans la partie « douce ». Il semble donc que celles qui avaient été vues par BERTIN dans la région « salée » ne devaient s'y trouver qu'accidentellement. Une série de 6 mesures cryoscopiques faites sur l'eau des petites flaques et des rigoles correspondant à la région de capture ont fourni un Δ variant de 0,03 à 0,06, donc indiquant une salinité très faible, 0 g.,5 de NaCl par litre environ, chiffre qui a d'ailleurs été vérifié par dosage direct (1). Une mesure cryoscopique faite sur le sang a donné un Δ égal à 0,47, et un dosage direct (1) des chlorures du sang a donné une valeur qui, exprimée en chlorure de sodium, est de 4 g.,8 par litre, ce qui correspond à une teneur normale.

(1) Ce dosage a été fait par M. FREUNDLER, à qui j'adresse ici mes remerciements.

J'ai placé des Grenouilles récoltées dans la partie « douce » du polder dans des liquides obtenus en diluant de l'eau de mer en proportion variable, depuis 5 fois jusqu'à 50 fois, la première dilution correspondant à un mélange de concentration sensiblement égale à la concentration normale du sang de la Grenouille. La survie n'a pas dépassé 4 jours dans les solutions diluées moins de 10 fois ; dans les solutions diluées de 20 à 50 fois, elle a été beaucoup plus longue, pouvant atteindre dans certains cas une quinzaine de jours. Ainsi les Grenouilles ne peuvent pas supporter des eaux saumâtres dont la concentration est supérieure ou égale à la moitié de la concentration normale de leur sang, mais elles peuvent vivre, au moins pendant un certain temps, dans l'eau saumâtre de concentration inférieure. Elles ne supportent donc pas des concentrations aussi élevées que dans des solutions balancées, ni même que dans des solutions de sel marin pur : DUVAL (1928) a montré en effet qu'elles sont encore très vigoureuses au bout de 24 heures dans des solutions de ce sel de concentration égale à 9,7 p. 1000 et qu'elles ne semblent pas incommodées après un séjour de plusieurs jours dans une solution à 8,5 p. 1000.

Cette différence ne provient pas d'une différence dans le bilan d'eau : les mêmes variations de poids s'observent dans les deux cas pour des concentrations égales, ainsi que je l'ai vérifié. Elle tient probablement à ce que l'augmentation de concentration qui se produit au début du séjour des animaux dans la solution entraîne des troubles rapidement mortels dus à une action toxique de certains sels de l'eau de mer.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Régulation dans l'eau. — 1. Lorsque la Grenouille est dans l'eau, sa teneur en eau se maintient à une valeur fixe qui résulte d'une compensation exacte entre la quantité d'eau qui entre par la peau et celle qui est éliminée par les reins. Contrairement à ce qui a été avancé par certains auteurs (PRZYLECKI, ADOLPH), cette compensation se fait non par réglage de la première quantité sur la deuxième, mais par réglage inverse : toute variation de la quantité d'eau absorbée entraîne une variation parallèle de la quantité d'eau éliminée, mais la réciproque n'est pas vraie. L'eau se comporte comme

une substance à seuil : toute quantité d'eau absorbée au-dessus du seuil est éliminée immédiatement par les reins.

2. Le rein de la Grenouille est capable d'éliminer des quantités d'eau considérables : normalement il élimine en 24 heures une quantité égale à environ un tiers du poids du corps, mais il peut en éliminer bien davantage, un seul rein pouvant faire le travail normal des deux reins et même un travail supérieur. Cette propriété peut être rapprochée du fait que l'index rénal a une valeur élevée chez la Grenouille et d'une façon générale chez les Batraciens (SCHLIEPER).

3. On peut, en ce qui concerne l'économie de l'eau de la Grenouille dans l'eau, résumer les choses de la façon suivante : des deux termes distincts de cette économie, la teneur en eau et la grandeur des échanges, le premier est déterminé par une action directe du rein, toutes choses étant égales par ailleurs, le deuxième est déterminé par les facteurs de l'absorption qui ont été analysés au chapitre précédent, la pression osmotique interne et la perméabilité de la peau.

Régulation dans les solutions salines. — 1. Lorsque les Grenouilles sont placées dans des solutions de Ringer de concentrations variées, elles subissent des variations de teneur en eau qui ont été analysées. Elles peuvent s'expliquer par deux faits principaux : a) lorsque du chlorure de sodium pénètre dans l'organisme, il est retenu un certain temps au niveau des tissus, ce qui entraîne une rétention d'eau (oedème) ; b) l'urine de la Grenouille est toujours hypotonique vis-à-vis du sang. Ce dernier fait, qui a été mis en évidence par plusieurs auteurs, se trouve confirmé par des observations faites sur l'élimination de solutions de Ringer de concentrations variées. Il permet d'expliquer le fait constaté dans le chapitre précédent, à savoir que la concentration du sang s'élève au-dessus de la concentration du milieu extérieur, lorsque celle-ci devient supérieure à sa valeur normale, fait qui s'expliquait partiellement par la propriété de la peau d'absorber des sels d'une solution moins concentrée vers une solution plus concentrée. Il permet aussi d'expliquer que l'animal ne puisse maintenir sa teneur en eau normale dans les solutions salines dont la concentration est supérieure à une valeur déterminée, voisine de la concentration normale du sang mais qui lui est inférieure : il y a nécessairement déshydratation partielle de l'animal.

2. Il n'y a donc pas pour la Grenouille possibilité d'adaptation à des solutions salines de même composition que son milieu intérieur dont la concentration dépasse la concentration normale de ce dernier. Dans le cas de solutions de composition différente, telles que les eaux saumâtres — ce cas a été analysé en détail, car il correspond à un problème naturel —, il intervient, outre des phénomènes osmotiques, des phénomènes toxiques qui abaissent la limite supérieure de l'adaptation. On pourrait ainsi, généralisant aux autres espèces ce qui a été établi pour la Grenouille, expliquer qu'il n'existe aucun Batracien marin.

CHAPITRE III.

Action de l'hypophyse et des extraits posthypophysaires.

Chez les Mammifères, la région tubéro-hypophysaire est un centre de régulation des échanges d'eau. Des lésions de cette région déterminent chez l'Homme une polyurie abondante, pouvant atteindre 15 à 20 litres par jour, connue sous le nom de diabète insipide. On a pu reproduire expérimentalement cette polyurie chez le Chien en provoquant des lésions de la même région. Les expériences ont montré que les lésions du lobe postérieur ou du tuber avaient seules une action, à l'exclusion de celles du lobe antérieur. Inversement, les extraits posthypophysaires produisent un effet antidiurétique très marqué chez l'Homme atteint de diabète insipide, chez l'Homme et chez les Mammifères non anesthésiés (1) en état de diurèse provoquée par ingestion d'eau ou par l'emploi de certains diurétiques, NaCl ou urée par exemple, et chez les animaux devenus polyuriques par ablation ou lésion de l'hypophyse (2).

La région tubéro-hypophysaire joue-t-elle le même rôle chez les Batraciens ? Il existe dans la littérature un certain nombre de faits qui permettent de répondre à cette question. Ils sont de deux ordres, relatifs les uns aux lésions de la région en question chez différentes espèces de Batraciens, les autres à l'action des extraits hypophysaires. Ces faits sont de valeur très inégale : les extraits employés sont en effet toujours des extraits de glandes de Mammifères et si leur action est intéressante en elle-même comme exemple de facteur capable de modifier l'économie de l'eau, elle n'a pas une valeur démonstrative très grande en ce qui regarde les propriétés de

(1) Chez l'animal anesthésié on observe un effet différent, variable suivant la dose, diurétique pour les faibles doses, oligurique pour les fortes doses.

(2) On trouvera la biographie relative à cette question dans « L'hypophyse » par PÉNAU, SIMONNET et BLANCHARD.

l'hypophyse des Batraciens, car il n'est pas certain que les extraits hypophysaires de ces animaux auraient la même action.

Le présent chapitre comprend donc deux parties bien distinctes : la première a trait aux expériences de lésions de la région tubéro-hypophysaire, la deuxième à l'action des extraits post-hypophysaires.

1. Expériences de lésions de la région tubéro-hypophysaire.

1. Un certain nombre d'expériences ont été faites sur des Grenouilles (POHLE, JUNGMAHN et BERNHARDT, TSCHERNIKOFF) ou sur des Crapauds (HOUSSAY, GIUSTI et GONALONS, PASQUALINI).

POHLE (1920) constate, après ablation de l'hypophyse, une diminution de l'absorption de l'eau et de son élimination par les reins : la sécrétion de l'urine n'est plus que le tiers ou la moitié de la sécrétion normale. Il voit apparaître de l'œdème au moment de la mort (la survie était de 9 à 77 jours).

JUNGMAHN et BERNHARDT (1924) ne constatent après ablation de la pars anterior (1) aucune modification de l'économie de l'eau ; après l'extirpation totale, ils observent de l'œdème accompagnée de polyurie et après lésion de la pars infundibularis (1) de la polyurie avec perte de poids.

TSCHERNIKOFF (1926) indique que, après ablation du lobe antérieur, il ne se produit aucune modification de la teneur en eau ni des échanges, qu'après ablations du lobe antérieur et du lobe intermédiaire faites simultanément, il se produit de l'œdème avec oligurie ou même anurie complète, enfin qu'après extirpation complète (les deux lobes précédents + le lobe postérieur), le poids reste constant et la diurèse augmente considérablement (de 200 à 300 p. 100). Lorsque sur un même animal il procède à l'ablation successive des différents lobes à des intervalles de plusieurs jours, il observe la même série de phénomènes. Enfin la piqure du lobe postérieur amène de la polyurie, celle de la partie intermédiaire une augmentation de poids et une diminution de la diurèse.

HOUSSAY, GIUSTI et GONALONS (1925) observent, après ablation totale de l'hypophyse, une polyurie très abondante, ainsi

(1) Voir page 118 la description de l'hypophyse.

qu'une augmentation progressive du poids pendant les 4 à 5 jours qui suivent l'opération. Après piqure ignée de la région infundibulo-tubérienne, ils constatent également une forte augmentation de la quantité d'urine émise.

PASQUALINI (1935 et 1936) observe, après hypophysectomie totale, une augmentation de la diurèse qui peut atteindre 55 p. 100 aussitôt après l'opération et 90 p. 100 10 jours après. L'extirpation du lobe principal seul produit aussi dans quelques cas (6 sur 18) une augmentation très nette, bien qu'inférieure (18 p. 100). Dans les deux cas, il y a une légère augmentation du poids des animaux (4 à 6 p. 100), mais l'absorption par la peau n'est pas modifiée : le poids des animaux hypophysectomisés à uretères liés placés dans l'eau augmente de la même quantité que celui des témoins traités de la même façon. Il y a modification de l'élimination de l'eau par les reins : chez des animaux placés à sec, la quantité d'eau perdue par les reins est plus forte que chez les animaux témoins. Après des lésions plus ou moins étendues de la région tubérienne, sans que l'hypophyse ne soit atteinte, il constate une polyurie en général peu intense (20 p. 100 d'augmentation de la quantité d'urine), très éphémère, car elle ne dure pas plus de 2 à 3 jours et assez inconstante.

On voit que les différents auteurs n'arrivent pas à des résultats en tous points concordants.

2. J'ai effectué moi-même une série d'expériences qui ont porté surtout sur la Grenouille verte et la Grenouille rousse et pour une part sur deux espèces de Crapauds, *Bufo vulgaris* et *B. viridis*.

Pour la clarté de l'exposé, je décrirai d'abord la disposition anatomique de la région tubéro-hypophysaire, qui se présente sensiblement de la même façon dans les 4 espèces étudiées. L'hypophyse est située immédiatement au-dessous du parasphénoïde, elle comprend 2 parties : la première est relativement volumineuse ; elle a la forme d'une grosse tête d'épingle, de couleur jaunâtre, elle est située un peu en arrière et au-dessus de l'autre partie lorsqu'on regarde l'encéphale par la face inférieure. C'est le lobe principal ou lobe antérieur ou pars anterior (en réalité, anatomiquement il est postérieur et ECKER, WIEDERSHEIM et GAUPP (1899) l'appellent lobe postérieur, mais il est l'équivalent embryologique et fonctionnel du lobe antérieur des Mammifères). L'autre partie se pré-

sente sous la forme d'une masse blanche plus petite, allongée transversalement ; c'est le lobe postérieur ou *pars posterior* qui est formé en réalité de 2 parties : la *pars intermedia* et la *pars infundibularis* ou *pars nervosa*, mais ces deux parties sont solidaires l'une de l'autre et pour ma part je n'ai jamais réussi à les enlever séparément (TSCHERNIKOFF dit y être arrivé, mais n'indique pas comment). En avant de l'hypophyse se trouve la région du tuber qui vers l'avant s'étend au-delà du chiasma optique ; l'hypophyse est rattachée au tuber par un pont étroit.

Les opérations que j'ai effectuées ont été les suivantes : 1° ablation du lobe antérieur seul, 2° ablation du lobe antérieur avec destruction partielle du lobe postérieur, 3° ablation totale de l'hypophyse, 4° lésions de la région tubérienne avec ou sans ablation de l'hypophyse.

Voici quelle est la technique que j'ai employée : l'animal anesthésié à l'éther est placé sur le dos, la mâchoire inférieure et la langue sont abaissées et maintenues vers le bas. La muqueuse du plafond buccal est incisée sur la ligne médiane de façon à découvrir le parasphénoïde. Deux fentes en croix sont pratiquées dans cet os dans sa partie centrale avec la pointe d'un scalpel, ce qui permet de soulever 4 petits volets d'os qui sont refermés après l'opération ; un ou plusieurs volets sont également découpés dans la mince couche de cartilage située plus profondément ; ils sont aussi refermés après l'opération. La dure-mère est ensuite incisée juste au-dessus de l'hypophyse. L'ablation du lobe antérieur seul ne nécessite qu'une ouverture assez restreinte, une simple pression le fait jaillir souvent au-dehors ; il ne reste plus alors pour le détacher qu'à le saisir avec des pinces très fines, ou mieux encore à l'aspirer avec une fine pipette. L'ablation du lobe postérieur est plus délicate ; elle demande une fenêtre plus large dans le crâne et elle doit être faite avec beaucoup de précautions, sinon elle peut entraîner une hémorragie très abondante, étant donné que la région située immédiatement au-dessous est très vascularisée. Les destructions de régions plus ou moins étendues du tuber ont été effectuées à l'aide d'un glavanocautère à pointe très fine.

Les nombres des différentes opérations qui ont été réussies sur les 2 espèces de Grenouilles employées sont les suivants : ablations du lobe antérieur seul : 38, hypophysectomies com-

plètes : 27, lésions de la région tubérienne : 17, dont 8 avec hypophysectomie totale et 9 sans hypophysectomie. Sur les Crapauds, je n'ai effectué que des ablations totales de l'hypophyse, 9 sur *Bufo vulgaris* et 4 sur *B. viridis*. La survie a été très variable chez les animaux opérés : de quelques jours à un mois et même davantage.

Pour chaque type d'opération, les mesures ont porté sur chacun des termes de l'économie : absorption par la peau, perte par les reins, teneur de l'organisme ; elles ont été faites généralement à des époques variables après l'opération, de façon à mettre en évidence l'évolution des troubles éventuels en fonction du temps.

3. *Résultats obtenus.* — Les lésions du tuber ne produisent, si elles sont seules, aucune modification de l'économie de l'eau ; si elles accompagnent l'hypophysectomie totale, elles ne modifient pas les résultats de cette dernière opération. L'ablation du lobe antérieur ne produit pas non plus de modification lorsqu'elle est seule ; lorsqu'elle est accompagnée de lésions du lobe postérieur, elle produit quelques modifications, mais qui sont peu importantes ; seule l'hypophysectomie totale entraîne des variations importantes.

A. — *Action de l'ablation du lobe antérieur, combinée à des lésions du lobe postérieur.*

a) *Action sur l'absorption d'eau par la peau.* — Le tableau XLI contient les mesures du pouvoir absorbant effectuées sur une série de *R. esculenta* à des intervalles de temps variables après l'opération.

TABLEAU XLI.

	Pouvoir absorbant (en mg. par cm ² et par h.)				
au bout de 2 jours.	5,5	5,0	6,0	5,5	6,0
— 5 jours.	3,5	4,0	3,5	4,5	4,0
— 8 jours.	4,0	4,5	3,5	3,5	5,0

Le pouvoir absorbant n'est pas modifié ou est légèrement augmenté pendant le premier jour ; au bout de 3 à 4 jours,

il diminue légèrement (de 10 à 15 p. 100), et cette diminution persiste jusqu'à la mort de l'animal.

b) *Action sur la diurèse.* — Les Grenouilles ont été placées dans l'air humide au sortir de l'eau, elles ont reçu en injection une certaine quantité d'eau sous la peau et la quantité d'urine sécrétée au bout d'un temps fixe (2 h. 30) a été mesurée. L'expérience a été faite d'abord avant l'opération (mesure témoin), puis à des intervalles variables après l'opération ; dans chaque cas, elle a été répétée deux fois pour plus de précision. Dans le tableau XLII figurent les chiffres obtenus sur 2 séries d'animaux composées, la 1^{re} de *R. temporaria*, la 2^e de *R. esculenta* ayant reçu en injection respectivement 2 cm³ et 8 cm³ d'eau.

TABLEAU XLII.

Poids	Quantité d'urine recueillie en 2 h. 30 après injection d'eau					
	Avant l'opération		1 j. après l'opération		5 j. après l'opération	
<i>R. temporaria</i> 17,1	1,7	1,6	1,1	1,0	1,2	1,3
16,4	1,6	1,8	1,0	0,8	1,1	1,4
15,7	1,8	1,5	1,2	1,3	1,3	1,3
19,6	1,8	1,6	1,4	1,4	1,2	1,5
17,6	1,8	1,7	1,3	1,1	1,4	1,5
<i>R. viridis</i> 79,0	3,9	4,0	2,2	2,5	2,5	2,8
72,5	4,7	4,3	3,1	2,8	3,0	2,5
66,5	4,3	4,5	3,5	3,2	3,7	3,8

La diurèse diminue dès le début d'une façon assez importante, 30 p. 100 en moyenne, puis elle augmente légèrement dès le deuxième ou troisième jour et garde par la suite une valeur constante, très inférieure à la valeur normale, de 22 p. 100 pour *R. temporaria* et de 27 p. 100 pour *R. viridis*.

c) *Action sur la teneur en eau.* — L'action est variable ; parfois le poids augmente légèrement pendant les 2 premiers jours, mais cette augmentation qui ne dépasse pas 5 à 6 p. 100 du poids initial ne persiste pas et dès le 5^e ou 6^e jour il revient à sa valeur normale. C'est ce que montrent les chiffres du tableau XLIII obtenus sur *Rana esculenta* (il s'agit du poids dans l'eau).

TABLEAU XLIII.

(*Rana esculenta*).

Poids avant l'opération (en g.)....	31,4	26,4	31,7	31,2	30,3
Poids au bout de 24 h. (en g.).. ..	32,2	26,8	32,8	32,1	31,4
Augmentation en p. 100	2,5	1,5	3,5	2,9	3,6
Poids au bout de 48 h. (en g.)... .	31,8	27,1	33,2	33,0	32,3
Augmentation en p. 100	1,3	2,7	4,7	5,7	6,5
Poids au bout de 6 j. (en g.)	30,9	26,1	morte	31,0	30,2

Dans d'autres cas, il y a diminution persistante de poids. Ceci est net surtout chez le Crapaud comme le montrent les chiffres du tableau XLIV obtenus sur 3 *Bufo vulgaris*.

TABLEAU XLIV.

(*Bufo vulgaris*).

Poids avant l'opération (en g.)....	35,4	30,7	39,5
Poids au bout de 24 h. (en g.).....	32,6	28,7	37,3
Diminution en p. 100.....	8	6,5	5
Poids au bout de 5 j.....	33,2	29,1	37,6
Diminution en p. 100.....	6	5	5

B. — Action de l'ablation totale de l'hypophyse.

a) *Action sur les échanges.* — Les animaux placés dans l'eau avec l'anus lié augmentent davantage de poids après l'opération qu'avant : il y a augmentation du mouvement d'eau à travers l'organisme. L'augmentation atteint 150 à 200 p. 100 chez *Rana esculenta* et *R. temporaria*, elle n'atteint que 50 à 100 p. 100 chez *Bufo vulgaris* ou *B. viridis*.

Le tableau XLV donne quelques chiffres à titre d'exemple.

TABLEAU XLV.

	Poids (en g.)	Augmentation de poids par h. (en g.)		
		avant l'opération	2 jours après	7 jours après
<i>R. esculenta</i> ..	135,6	1,3	3,5	3,8
	150,6	1,4	2,6	3,5
	35,6	0,5	1,4	1,5
	42,3	0,6	1,0	1,2
<i>B. vulgaris</i> ...	33,0	0,8	1,3	1,2
	30,3	1,2	1,9	2,0
	35,8	1,4	2,6	2,8
	41,6	2,4	4,0	4,5

L'augmentation porte à la fois sur l'absorption et sur la diurèse :

1° le pouvoir absorbant des animaux opérés à uretères liés (1) maintenus dans l'eau est plus grand que la normale. Il a varié sur les Grenouilles qui ont servi aux mesures de 6,5 à 8,3 milligrammes, alors que sa valeur normale est, d'après des mesures antérieures (2) égale à 4,7 mg.

2° la perte de poids des animaux maintenus dans l'air humide au sortir de l'eau est plus grande dans le même temps après l'opération qu'avant (les mesures ont été faites sur 5 *R. esculenta* et figurent dans le tableau XLVI). D'autre part, l'élimination d'une quantité déterminée d'eau injectée sous la peau d'animaux en équilibre de poids dans l'air hu-

TABLEAU XLVI.

(*Rana esculenta*).

Poids		65,4	37,8	109,6	85,4	54,5
Perte de poids dans l'air humide en 15 h. (en g.)	avant l'opération	3,2	2,2	6,1	5,3	3,5
	5 j. après l'opération	5,8	3,4	10,5	9,7	6,4

(1) Voir la technique de l'opération p. 99.

(2) Voir p. 18.

mide est plus rapide après qu'avant l'opération. Les mesures ont été faites sur 5 *R. temporaria* ayant reçu 5 cm³ d'eau en injection : avant l'opération toute l'eau injectée n'a été éliminée qu'au bout de 2 à 3 jours, après l'opération ce temps a été réduit à 1 à 2 jours.

b) *Action sur la teneur en eau.* — Cette action est variable : dans la plupart des cas, il n'y a pas variation de poids, mais dans certains cas, il y a augmentation. Il semble qu'il y ait des différences entre les Crapauds et les Grenouilles : l'augmentation a été surtout nette chez ces dernières, elle s'est produite dans 8 cas sur 20 observés et alors que chez les premiers elle n'a été observée que dans 2 cas sur 13 ; elle a varié dans les deux cas de 5 à 8 p. 100.

4. *Discussion des résultats.* — a) Les résultats négatifs obtenus après ablation du lobe antérieur seul sont en accord avec les observations de JUNGSMANN et BERNHARDT et avec celles de TSCHERNIKOFF. Seul PASQUALINI a observé, après une telle opération, de la polyurie, mais peu importante (18 p. 100 seulement d'augmentation de la quantité d'urine) et dans un petit nombre de cas (6 sur 18 seulement) ; comme il ne donne pas d'indications précises sur sa technique et ses mesures, il est difficile de discuter ses résultats, qui peut-être ne sont pas significatifs.

b) La polyurie obtenue après ablation totale confirme les résultats de tous les auteurs, sauf POHLE, mais on peut interpréter les résultats de ce dernier en supposant que ses ablations n'étaient pas complètes. Il est probable en effet, comme me le font supposer mes propres observations, qu'il suffise de la persistance d'un fragment même très petit du lobe postérieur, pour qu'il ne se produise pas d'augmentation des échanges, mais au contraire une diminution (1).

c) L'augmentation de la perméabilité de la peau qui se produit après l'ablation totale n'a été indiquée par aucun auteur. Seul PASQUALINI a fait des mesures à ce sujet, mais il n'a observé aucune modification de perméabilité ; il y a donc contradiction entre ses résultats et les miens, sans qu'il soit possible cette fois d'expliquer la contradiction.

(1) Je ne vois guère en effet comment interpréter autrement les résultats conformes à ceux de POHLE obtenus dans une première série d'expériences et que j'avais indiqués dans une note préliminaire (REV, 1935) comme étant dûs à l'ablation totale.

d) L'action de l'ablation totale sur la teneur en eau n'est pas nette, puisque dans certains cas elle reste constante, et que dans d'autres elle augmente. De même JUNGMAHN et BERNHARDT signalent de l'oedème, ainsi que HOUSSAY, GIUSTI et GONALONS et PASQUALINI, alors que TSCHERNIKOFF n'observe pas d'augmentation de poids. Il est difficile d'interpréter ces différences.

e) Les observations faites sur l'action de l'ablation du lobe postérieur semblent confirmées par les résultats obtenus après lésions de ce même lobe, à condition d'admettre, ce qui paraît légitime, que les lésions produisent une excitation fonctionnelle de la partie lésée ; elles produisent en effet des modifications opposées à l'ablation : diminution des échanges et parfois diminution de poids. Cependant TSCHERNIKOFF, ainsi que HOUSSAY, GIUSTI et GONALONS, obtiennent après piqûre du lobe postérieur de la polyurie comme après l'ablation totale. Là encore, il est difficile d'expliquer les différences.

2. Action des extraits post-hypophysaires.

1. J'ai indiqué, au début de ce chapitre que, chez les Mammifères, les extraits post-hypophysaires ont une action anti-diurétique très marquée. Sur le mécanisme de cette action, les auteurs ne sont pas d'accord. Sans entrer dans les détails, dont on trouvera l'exposé dans l'ouvrage cité plus haut (p. 116), j'indiquerai que les différents mécanismes qu'on a invoqués sont les suivants : 1° les extraits hypophysaires détermineraient un retard dans l'absorption de l'eau ; 2° ils modifieraient le fonctionnement des reins, en agissant soit sur les vaisseaux, soit directement sur les cellules rénales ; 3° ils exerceraient une action au niveau des tissus et détermineraient une augmentation de leur teneur en eau ; 4° ils agiraient au niveau des centres cérébraux, et détermineraient une inhibition d'un centre de la diurèse qui serait situé dans le cerveau intermédiaire.

Un certain nombre d'essais ont été faits sur les Batraciens et ont conduit également à des interprétations différentes.

La plupart des auteurs ont noté une augmentation de poids des animaux. BIASOTTI (1923) constate chez des *Leptodactylus* conservés dans l'eau, après injection sous la peau de 0 cm³,5

d'extrait pur ou dilué, une augmentation de poids de 15,6 p. 100, qui chez les animaux à uretères liés peut même atteindre 26 p. 100, alors que chez les témoins à anus lié cette augmentation est seulement de 8 p. 100.

D'après STEGGERDA (1931), l'injection d'extrait détermine une augmentation de poids qui peut atteindre 14 à 15 p. 100 en 3 à 4 heures ; l'effet disparaît au bout de 6 heures.

NOVELLI (1933) a également constaté une augmentation de poids des animaux placés dans l'eau.

Cependant COLLIN et DROUET (1932) ont nié la réalité de cette augmentation ; elle ne serait pas constante, et lorsque elle existe, elle serait de l'ordre des variations que l'on peut constater chez les animaux normaux.

Pour expliquer cette augmentation de poids, différentes hypothèses ont été proposées.

Pour NOGUCHI (1926), il y a action directe des extraits sur les reins : en perfusion dans l'aorte ou dans la veine porte rénale, ils empêchent la diurèse aqueuse par action directe sur l'élément sécréteur et indépendamment de son action sur les vaisseaux.

Pour GIGON (1926), il y a action directe au niveau des tissus : le poids des cuisses de Grenouilles ayant reçu une injection de pituitglandol 40 heures auparavant augmente de 80 p. 100 après 2 heures d'immersion dans du Tyrode, alors que celui des cuisses de Grenouilles témoins n'augmente dans ces mêmes conditions que de 40 p. 100.

HELLER (1930) constate également une augmentation de la teneur en eau des tissus (muscles en particulier).

Mais STEGGERDA (1931) nie une telle action : les extraits n'ont pas d'effet sur le pouvoir d'absorption de l'eau du muscle gastrocnémien isolé. Pour lui, l'augmentation de poids est due à une augmentation de la perméabilité de la peau.

Il semble, d'après la littérature, que les extraits hypophysaires aient une action sur tous les termes de l'économie, mais que chaque auteur ne se soit guère intéressé qu'à l'un des termes et ait voulu expliquer l'ensemble des modifications observées par une action sur ce seul terme. Il m'a paru intéressant dans ces conditions de reprendre l'étude avec une méthode permettant d'analyser simultanément les variations des trois termes de l'économie. Ce sont les résultats d'une telle étude qui sont exposés ici.

2. Les expériences ont été effectuées sur des Grenouilles rouses des deux sexes, dont le poids variait de 17 à 40 grammes (moyenne 25 grammes). J'ai utilisé exclusivement comme extrait de post-hypophyse des extraits commerciaux, en l'occurrence de la pituilobine Byla A ou B (1). La pituilobine était diluée en proportion variable dans l'eau distillée ; les solutions ainsi obtenues étaient injectées dans le sac lymphatique ventral des animaux en expérience à la dose de 1 à 2 cm³ par animal ; dans les expériences témoins, faites ou non sur les mêmes sujets, les animaux recevaient la même quantité d'eau distillée (2). La pituilobine étant titrée en unités physiologiques internationales, les concentrations employées seront exprimées par de telles unités, que je désignerai en abrégé par U. Les animaux étaient maintenus dans l'eau après les injections et leur anus était muni d'un petit tube de verre terminé par un tube de caoutchouc à ligature mobile suivant la technique indiquée dans l'introduction, de façon qu'il fût possible de suivre simultanément les variations de la quantité d'eau absorbée par la peau et celles de la quantité d'eau éliminée par les reins. Les animaux ont été répartis en plusieurs lots de 5, dont les poids totaux étaient sensiblement égaux. Le premier lot a servi de témoin, les 3 autres ont reçu en injection de l'extrait hypophysaire à des concentrations qui étaient, par animal, respectivement 2 U, 1 U, 1/10 U, 1/100 U. Les pesées ont été faites toutes les 2 heures environ après chaque injection, jusqu'à obtention de chiffres sensiblement constants.

Les résultats obtenus sont les suivants : a) les extraits post-hypophysaires exercent une action marquée sur l'économie de l'eau, lorsque la concentration employée est suffisante ; l'effet est nul pour 1/100 d'unité, faible pour 1/10 d'unité, très marqué pour 1 U et pour 2 U (mais son intensité n'est pas plus forte pour 2 U que pour 1 U). Dans le tableau XLVII figurent, exprimées en grammes, les quantités d'eau absorbées et les quantités d'urine émises par le lot témoin et par les lots ayant reçu 1 U et 1/10 U.

(1) Ces extraits m'ont été fournis gracieusement par la maison BYLA, à qui j'adresse ici mes remerciements.

(2) En réalité la pituilobine étant en solution dans du sérum, les sels de ce dernier pourraient avoir une influence sur les mouvements d'eau, mais des expériences préliminaires ont montré que les dilutions réalisées étaient telles qu'ils se trouvaient sans action : l'injection de liquide de RINGER dilué dans les mêmes proportions que l'extrait injecté n'a pas montré d'action différente de celle produite par l'injection d'eau distillée pure.

TABLEAU XLVII.
Grandeur des échanges (en g.).

	Poids (en g.)	Dans les 2 premières heures		De la 2 ^e à la 4 ^e h.		De la 4 ^e à la 6 ^e h.		De la 7 ^e à la 9 ^e h.		De la 10 ^e à la 12 ^e h.	
		eau absorbée	urine	eau absorbée	urine	eau absorbée	urine	eau absorbée	urine	eau absorbée	urine
1 ^{er} lot (témoin)	27,9 24,3 20,6 19,7 35,8	0,9 1,0 0,9 0,7 1,8	1,4 1,4 1,5 1,1 2,2	0,9 0,8 0,8 0,9 1,6	1,2 1,1 1,2 1,1 2,0	1,1 0,9 1,0 0,8 1,6	1,0 1,0 0,9 0,8 1,8				
Total...	128,3	5,3	7,6	5,0	6,6	5,4	5,5				
2 ^e lot (IU)	28,7 23,4 36,1 21,4 35,5	2,2 1,6 3,8 1,9 3,5	0,2 0,3 0,9 0,3 0,6	1,7 1,8 2,3 1,0 1,9	2,2 1,5 4,5 1,6 2,3	1,4 1,4 1,7 1,6 2,2	1,6 2,1 3,9 2,2 2,7	1,0 1,3 1,5 1,3 1,5	1,2 1,7 3,2 1,6 2,0	1,0 0,9 1,6 1,1 1,4	1,1 1,0 1,4 1,0 1,5
Total...	135,1	13,0	2,3	8,7	12,1	8,3	13,4	6,6	9,7	6,0	6,0
3 ^e lot (1/40 U)	23,8 30,5 26,7 25,4 21,6	1,3 1,4 1,1 1,2 1,0	0,8 0,7 0,6 0,4 0,5	1,0 1,2 0,8 0,9 0,9	1,4 1,6 1,3 1,2 1,3	0,9 0,7 1,3 1,1 0,8	0,9 0,8 1,0 1,2 0,7				
Total...	128,0	6,0	3,0	5,3	6,8	4,8	4,6				

b) Si on compare les chiffres obtenus pour le deuxième lot avec ceux obtenus pour le premier lot (témoin), on constate que l'effet est double : 1° la quantité d'urine est fortement diminuée pendant les deux premières heures, sans que toutefois elle ne devienne nulle, puis elle augmente considérablement (la quantité d'urine recueillie entre la deuxième et la quatrième heure est plus du double de la quantité normale), et reste supérieure à la normale jusque vers la 10^e heure ; 2° la quantité d'eau absorbée par la peau augmente fortement pendant les deux premières heures (elle est alors égale à près de trois fois la quantité normale) ; l'augmentation persiste pendant presque 10 heures, tout en s'atténuant progressivement à partir de la deuxième heure.

c) Il résulte des différences constatées entre la quantité d'eau absorbée et la quantité d'eau éliminée que le poids des animaux subit des variations en fonction du temps : il reste supérieur à la normale jusqu'à la 8^e heure, son maximum d'augmentation (10 p. 100 environ) ayant lieu vers la 2^e heure. Les variations sont les mêmes pour la concentration 1/10 U, mais beaucoup plus atténuées et s'étendant sur un intervalle de temps plus court.

3. Pour expliquer la diminution de la quantité d'urine éliminée, trois hypothèses peuvent être émises : ou bien les extraits hypophysaires agissent uniquement sur les reins, ou bien ils agissent sur les tissus en augmentant leur affinité pour l'eau, ou bien ils agissent à la fois sur les reins et sur les tissus.

S'ils agissent uniquement sur les reins, en bloquant le fonctionnement, les modifications de teneur en eau des organes que l'on constate après leur action doivent être les mêmes qu'après un blocage expérimental des reins. Il est facile de voir s'il en est bien ainsi. L'expérience a été faite de la façon suivante : 5 Grenouilles ayant reçu en injection une unité d'extrait posthypophysaire ont été laissées dans l'eau pendant 2 heures après l'injection, puis, au bout de ce temps qui correspond au maximum d'augmentation de leur poids, elles ont été sacrifiées pour la détermination de la teneur en eau de leurs organes. Pareille mesure a été faite sur 5 autres Grenouilles sensiblement de même taille dont les uretères avaient été ligaturés et qui avaient été laissées dans l'eau jusqu'à ce que leur augmentation de poids eût atteint à peu près celle des 5 premières (tableau XLVIII).

TABEAU XLVIII.

Teneur en eau des organes (en p. 100 du poids frais).

	Après injection d'extrait						Après ligature des uretères						Normale
	Moy.						Moy.						Moyenne
Sang.....	90	88	90	89	89	89	99	92	90	89	91	90	88
Cœur.....	87	89	88	90	88	88	87	86	85	87	86	86	82
Estomac....	85	85	85	85	85	85	83	83	83	84	83	83	82
Rate.....	81	81	82	83	83	82	80	78	82	81	80	80	77
Foie.....	74	75	75	74	74	74	77	76	77	76	76	76	74
Rein.....	86	86	86	86	85	86	89	87	87	89	88	88	83
Muscle.....	84	84	85	84	85	84	83	82	82	83	82	83	82
Cerveau ...	86	86	87	86	85	86	85	85	86	86	87	86	86
Peau.....	77	78	78	79	80	78	77	78	80	77	79	78	78

Si on met à part le cerveau et la peau, dont la teneur en eau reste invariable, on observe entre les deux lots des différences très nettes de répartition de l'excès de l'eau : la teneur des muscles, du cœur et de la rate augmente plus après injection d'extrait qu'après ligature des uretères. Par contre, celle du rein et du sang augmente moins ; celle du foie augmente après ligature des uretères et non après injection d'extrait. L'action des extraits hypophysaires ne peut donc se ramener simplement à un blocage des reins, elle s'exerce au niveau des autres organes et tissus de l'organisme. L'examen des chiffres du tableau permet de se faire une idée de la nature de cette action. Pour certains organes, cœur, estomac, rate et muscles, elle consiste en une augmentation de leur affinité pour l'eau ; cela résulte du fait même que leur teneur en eau est plus forte après action des extraits qu'après ligature des uretères. Pour le sang, il en est encore ainsi, bien que la chose soit moins évidente ; en effet, il ne faut pas tenir compte du chiffre obtenu après ligature des uretères, du fait même que cette opération entraîne nécessairement un gros excès d'eau dans le sang, mais seulement du chiffre normal. Si l'affinité du sang pour l'eau n'était pas augmentée, sa teneur en eau tendrait à diminuer par rapport à la normale du fait que l'affinité d'autres tissus se trouve augmentée ; or elle augmente. En ce qui concerne le cerveau, la peau et le foie, l'action paraît nulle.

S'il y a certainement une action au niveau des tissus, l'ac-

tion au niveau des reins n'est pas nulle. S'il en était ainsi, et si les variations de la quantité d'urine étaient liées seulement aux variations de l'affinité des tissus pour l'eau, elles seraient corrélatives de ces dernières. Or, dès après la deuxième heure, on observe une augmentation très forte de la quantité d'urine, ce qui ne pourrait s'expliquer, dans l'hypothèse où nous nous sommes placés, que par le fait que l'affinité des tissus pour l'eau a cessé brusquement. Mais cette affinité continue à se manifester pendant 8 heures, puisque, malgré que le rein fonctionne, le poids des animaux reste supérieur à la normale durant ces 8 heures. L'augmentation brusque de la quantité d'urine ne peut donc se comprendre que par la cessation d'une action sur les reins, indépendante de l'action sur les tissus. On peut d'ailleurs ramener ces deux actions à une seule. En effet, NOGUCHI a montré en faisant des perfusions du rein que les extraits hypophysaires excitent le fonctionnement des cellules absorbantes des tubes urinifères, c'est-à-dire en somme augmentent leur affinité pour l'eau. Il suffit d'admettre, pour expliquer le décalage constaté, que l'action sur les cellules rénales est de moins longue durée que sur les autres cellules. Les deux actions ne seraient simultanées que dans les deux premières heures et les variations de teneur en eau des tissus indiquées plus haut pendant ces deux heures en seraient la résultante.

Mais l'effet sur les reins doit aussi s'expliquer, au moins partiellement, par une vaso-constriction de leurs vaisseaux. On sait en effet que les extraits posthypophysaires ont une action vaso-constrictrice assez marquée, puisqu'elle peut être utilisée pour leur dosage.

4. Il reste à interpréter l'augmentation de la quantité d'eau absorbée par la peau. Elle ne peut être due à une augmentation de la concentration du milieu intérieur, puisque la teneur en eau du sang augmente. Il est possible qu'intervienne une modification de la perméabilité de la peau. Cependant, si elle existe, elle n'est pas produite par action directe de l'extrait sur la peau. C'est ce que montre l'expérience suivante : la peau des cuisses de 5 Grenouilles a servi à faire de petits sacs suivant la technique décrite page 78. Pour chaque Grenouille, le sac correspondant à l'une des cuisses a été utilisé comme témoin et a été rempli de RINGER à la concentration normale, le sac correspondant à l'autre cuisse a été rempli

de RINGER à la même concentration auquel était ajouté de l'extrait post-hypophysaire à la concentration relativement forte de 1 unité par centimètre cube. La quantité d'eau absorbée par les sacs a été mesurée au bout de 3 heures. Les chiffres obtenus sont les suivants :

Eau absorbée en 3 heures (en mg.).

Sacs témoins.....	235	80	125	195	165
Sacs contenant des extraits hypophysaires	215	85	135	160	145

On voit que la quantité d'eau absorbée par les sacs contenant des extraits hypophysaires est sensiblement la même que celle absorbée par les sacs témoins, en tous cas ne leur est pas supérieure en moyenne.

Si donc il y a modification de la perméabilité de la peau après injection d'extrait posthypophysaire, c'est d'une manière indirecte, vraisemblablement par l'intermédiaire d'une glande endocrine, qui, sous l'action de l'extrait, libérerait dans le sang une substance modifiant la perméabilité de la peau. Mais il est possible que la perméabilité de la peau ne soit pas augmentée, l'augmentation de la quantité d'eau absorbée s'expliquant simplement par une augmentation de l'affinité des tissus pour l'eau qui agirait de la même façon qu'une augmentation de pression osmotique. Les expériences ne permettent pas de choisir entre ces deux hypothèses.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

I. *Action des lésions de la région tubéro-hypophysaire.*

1. L'ablation du lobe antérieur seul ne produit pas de modification de l'économie de l'eau.

2. L'ablation du lobe antérieur accompagnée de lésions du lobe postérieur produit comme résultat durable une diminution des échanges qui porte à la fois sur l'absorption et sur l'élimination mais plus particulièrement sur cette dernière ; suivant le cas, il n'y a pas de modification de poids ou bien il y a perte de poids.

3. L'ablation complète de l'hypophyse entraîne une augmentation des échanges dans l'eau. Cette augmentation est

due à la fois à une action sur la diurèse et à une action sur la perméabilité de la peau.

Elle n'entraîne généralement pas de variation de la teneur en eau, dans certains cas cependant il y a augmentation de cette dernière. L'influence de l'hypophysectomie totale sur la teneur en eau est donc variable.

Les observations faites après ablation ou après lésion du lobe postérieur sont concordantes, à la condition d'admettre, ce qui paraît légitime, que les lésions produisent une excitation fonctionnelle de la région lésée.

4. Les lésions du tuber ne produisent aucune modification de l'économie de l'eau.

II. Action des extraits post-hypophysaires.

L'injection d'extrait post-hypophysaire produit chez la Grenouille des modifications des trois termes de l'économie : augmentation de la quantité d'eau absorbée par la peau, diminution de la quantité d'urine, augmentation de la teneur en eau des tissus.

Ces modifications s'expliquent par une double action, l'une s'exerçant sur les tissus, l'autre s'exerçant sur les reins ; il est possible de ramener la deuxième action à la première en supposant que l'arrêt du fonctionnement des reins est dû à une augmentation de l'affinité pour l'eau des cellules absorbantes des tubes urinifères et que cette action cesse bien avant l'action sur les autres tissus ; l'action sur les reins peut s'expliquer aussi en partie par des phénomènes de vaso-constriction.

L'augmentation de la quantité d'eau absorbée par la peau peut être le résultat d'une augmentation de la perméabilité de la peau ; dans ce cas, elle ne serait pas due à l'action directe de l'extrait, mais à celle d'une autre substance libérée dans l'organisme sous son action. Elle peut aussi s'expliquer simplement par l'augmentation de l'affinité des tissus pour l'eau, agissant de la même façon qu'une augmentation de pression osmotique interne.

BIBLIOGRAPHIE DE LA DEUXIÈME PARTIE.

- ABDERHALDEN (E.) und WERTHEIMER (E.). — Weitere Beiträge zur Kenntnis im organischen Nahrungstoffen mit spezifischer Wirkung. *Arch. ges. Physiol.*, 1921, **191**, 258-301.
- ADOLPH (E. F.). — The excretion of water by the kidneys of frogs. *Am. Journ. Physiol.*, 1927, **81**, 315-324.
- ADOLPH (E. F.). — The processes of adaptation to salt solutions in frogs. *Journ. exp. Zool.*, 1927, **49**, 321-351.
- ADOLPH (E. F.). — The skin and the kidneys as regulators of the body volume of frogs. *Journ. exp. Zool.*, 1927, **47**, 1-30.
- ADOLPH (E. F.). — The oxygen consumption of isolated frog's skin under the influence of solutions. *Journ. exp. Zool.*, 1929, **53**, 313-326.
- BERGER (E.). — Ueber die Anpassung eines Süßwasser- und eines Brackwasserkrebsses an Medien von verschiedenen Salzgehalt. *Pflüg. Arch.*, 1931, **228**, 790-807.
- BERTIN (L.). — Les Grenouilles peuvent-elles s'adapter à l'eau saumâtre ? *C. R. Soc. Biol.*, 1920, **83**, 1308-1309.
- BIASOTTI (A.). — Influence de l'extrait d'hypophyse sur l'imbibition des tissus. *C. R. Soc. Biol.*, 1923, **88**, 361-362.
- BRUNACCI (B.). — Ueber die Anpassung der Amphibien an das äussere Flüssigkeitsmilieu durch Regelung des osmotischen Druckes ihrer inneren Säfte. Bedeutung der Lymphsäcke und der Harnblase. *Zentr. Physiol.*, 1912, **25**, 1167-1170.
- COLLIN (R.) et DROUET (P. L.). — Extrait posthypophysaire et variations pondérales chez la Grenouille. *C. R. Soc. Biol.*, 1932, **110**, 1153-1154.
- CRANE (M. M.). — Observations on the function of the frog's kidney. *Am. Journ. Physiol.*, 1927, **81**, 232-243.
- DU BOIS-REYMOND (H.). — Untersuchungen über tierische Elektrizität, 1857, **2**, 81.
- DUNKER (C. K.). — The permeability and diameter of the capillaries in the web of the brown frog (*R. temp.*) when perfused with solutions containing pituitary extract and horse serum. *Journ. Physiol.*, 1927, **63**, 249-269.
- DURIG (A.). — Wasserhalt und Organfunction. I. *Arch. ges. Physiol.*, 1901, **85**, 401-504.
- DUVAL (M.). — L'adaptation des Grenouilles à l'eau saumâtre. *Ann. Physiol. et Physico-chim. biol.*, 1928, **4**, 181-189.
- GIGON (A.). — Insulin und Hypophysis Extract in ihrer Wirkung auf einige Blutbestandteile. *Biochem. Ztschr.*, 1926, **174**, 257-261.
- GIRARD (P.). — Mécanisme électrostatique de l'hémi-perméabilité des tissus vivants aux électrolytes. *C. R. Ac. Sc.*, 1910, **150**, 1446-1449.
- HELLER (J.). — Ueber die Einwirkung von Hypophysenhinterlappenextrakten auf den Wasseraushalt des Frosches. *Arch. exp. Path. Pharm.*, 1930, **157**, 298-322.
- HÖBER (R.). — Membrane permeability to solutes in its relations to cellular physiology. *Physiol. Rev.*, 1936, **16**, 52-102.
- HOUSSAY (B. A.), GIUSTI (L.) et GONALONS (G. P.). — La polyurie par extirpation de l'hypophyse ou lésion cérébrale chez le Crapaud. *C. R. Soc. Biol.*, 1925, **93**, 969-970.

- JUNGMANN (P.) und BERNHARDT (H.). — Experimentelle Untersuchungen über die Abhängigkeit der Osmoregulation von Nervensystem. *Ztschr. Klin. Med.*, 1924, **99**, 84-101.
- KOPACZEWSKI (W.). — *Traité de Biocolloïdologie*, t. **4**, III, 4^e partie. Considérations physiques sur la perméabilité, pp. 237-422, Paris, 1934.
- LANDIS (E.). — Microinjection studies of capillary permeability. The relation between capillary pressure and the rate at which fluid passes through the walls of single capillaries. *Am. Journ. Physiol.*, 1927, **83**, 217-238.
- LANDIS (E.). — Capillary pressure and capillary permeability. *Physiol. Rev.*, 1934, **14**, 404-475.
- LAPICQUE (L.). — Mécanisme des échanges entre la cellule et le milieu ambiant. *C. R. Ac. Sc.*, 1922, **174**, 1490-1492.
- LAPICQUE (L.). — Sur l'absorption des sels par les cellules végétales. Epictèse et sélection. *Bull. Soc. Chim. biol.*, 1925, **7**, 621-637.
- LUCKÉ (B.) and Mc CUTCHEON (M.). — The living cell as an osmotic system and its permeability to water. *Physiol. Rev.*, 1932, **12**, 68-140.
- LUND (E. J.). — The electrical polarity of Obelia and frog's skin and its reversible inhibition by cyanide, ether and chloroform. *Journ. exp. Zool.*, 1926, **44**, 383-396.
- MAXWELL (S.). — On the absorption of water by the skin of the frog. *Am. Journ. Physiol.*, 1913, **32**, 286-294.
- NOGUCHI (J.). — Giftwirkungen an der überlebenden Froschniere Hypophysenhinterlappenextrakt-Novasurol. *Arch. exp. Path. u. Pharm.*, 1926, **112**, 343-358.
- NOVELLI (A.). — Extrait postérohypophysaire et imbibition des Batraciens. *C. R. Soc. Biol.*, 1933, **112**, 506-507.
- OSTERHOUT (W. J.). — The accumulation of electrolytes. II. Suggestions as to the nature of accumulation in Valonia. *Journ. gen. Physiol.*, 1930, **14**, 285-300.
- OVERTON (E.). — Neununddreissig Thesen über die Wassezökonomie der Amphibien und die osmotische Eigenschaft der Amphibienhaut. *Verh. phys. med. Gesell. Würzburg*, 1904, **36**, 277-295.
- PARNAS (J.). — Neue Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Frösche. *Biochem. Ztschr.*, 1921, **114**, 1-11.
- PASQUALINI (R. Q.). — La diurèse des Crapauds privés de l'hypophyse ou de son lobe principal. *C. R. Soc. Biol.*, 1935, **120**, 498.
- PASQUALINI (R. Q.). — Diurèse des Crapauds ayant subi des lésions infundibulo-tubériennes. *C. R. Soc. Biol.*, 1935, **120**, 731.
- PASQUALINI (R. Q.). — Absorption de l'eau chez les Crapauds hypophysoprives et normaux à uretères liés. *C. R. Soc. Biol.*, 1935, **120**, 733-734.
- PASQUALINI (R. Q.). — Diurèse des Crapauds hypophysoprives à sec ou après injection d'eau. *C. R. Soc. Biol.*, 1936, **123**, 71-72.
- POHLE (E.). — Der Einfluss des Nervensystems auf die Osmoregulation der Amphibien. *Pflüg. Arch.*, 1920, **182**, 215-231.
- PRZYLECKI (S. J.). — L'absorption cutanée chez les Amphibiens. 1^{re} partie. *Arch. intern. Physiol.*, 1922, **20**, 144-161.
- PRZYLECKI (S. J.). — L'absorption cutanée chez les Amphibiens. 2^e partie. *Ibid.*, 1924, **23**, 98-120.
- REID (E. W.). — Osmosis experiments with living and dead membranes. *Journ. Physiol.*, 1890, **11**, 312-351.

- REY (P.). — La région tubéro-hypophysaire et les échanges d'eau chez la Grenouille. *C. R. Soc. Biol.*, 1935, **118**, 1132-1133.
- VAN RYSSELBERGHE (R.). — Réaction osmotique des cellules végétales à la concentration du milieu. *Mém. Ac. Belgique*, 1898, **58**, 1-104.
- SCHLIEPER (C.). — Die Osmoregulation wasserlebender Tiere. *Biol. Rev.*, 1930, **5**, 309-356.
- SCHLIEPER (C.). — Neuere Ergebnisse und Probleme aus dem Gebiet der Osmoregulation wasserlebenden Tiere. *Biol. Rev.*, 1935, **10**, 334-360.
- SCHWARTZ (A.). — Ueber das galvanische Verhalten der Konstantdurchströmen Froschhaut bei Reizung ihrer Nerven. Änderung der Polarisierung durch die Erregung. *Zentr. Physiol.*, 1913, **27**, 734-744.
- SKRIJEN (E.). — Ueber den Ausgleich der Chloridenkonzentration zwischen Blutkörperchen und Kochsalzlösungen und seine Beziehungen zur osmotischen Resistenz. *Pflüg. Arch.*, 1927, **218**, 343-353.
- SNYDER (M.). — Der Temperaturkoeffizient der Resorption bei tierischen Membranen. *Zentr. Physiol.*, 1908, **22**, 236-242.
- STEGGERDA (F. R.). — The relation of pitressin to water interchanges in frogs. *Am. Journ. Physiol.*, 1931, **98**, 255-261.
- STEINBACH (G.). — Ueber Zusammenhänge zwischen dem Nierenindex und dem histologischen Bau der Haut bei Amphibien. *Arch. Mikr. Anat.*, 1927, **4**, 282-412.
- TODA (S.) et TAGUCHI (K.). — Untersuchungen über die physikalischen Eigenschaften und die chemische Zusammensetzung des Froschharns. *Ztschr. Physiol. Chem.*, 1913, **87**, 371-378.
- TSCHERNIKOFF (A.). — Zur Physiologie der Hypophysis cerebri des Frosches. *Arch. ges. Physiol.*, 1926, **211**, 187-203.
-

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

J'indiquerai ici les principaux résultats obtenus au cours des recherches exposées dans ce mémoire, sans entrer dans les détails qui figurent déjà dans les résumés donnés après chaque chapitre. Dans l'exposé qui suit, je m'écarterai assez notablement de l'ordre que j'ai suivi dans le mémoire lui-même, cet ordre ayant été commandé surtout par le souci d'équilibrer les différents chapitres.

I. *Cas de la Grenouille dans l'eau (Rana esculenta).* —

1. Lorsque la Grenouille verte est dans l'eau, ce qui est son habitat normal, le transit d'eau important qui s'effectue à travers son organisme (TOWNSON, DURIG) est proportionnel non au poids du corps mais à la surface. La théorie de la similitude biologique de LAMBERT et TEISSIER permet d'interpréter facilement ce résultat.

2. L'absorption de l'eau étant indépendante de son élimination, du moins dans certaines limites, et toute l'eau étant absorbée par la peau à l'exclusion de la bouche (DURIG, PRZYLECKI), l'importance du transit est déterminée uniquement par les facteurs qui règlent le passage de l'eau à travers la peau.

3. Ces facteurs sont dans les conditions normales la pression osmotique du milieu intérieur et la perméabilité de la peau. La peau n'a en effet pas de rôle actif dans l'absorption d'eau, il n'existe pas en elle de force capable de faire mouvoir l'eau contre les forces osmotiques.

4. La perméabilité de la peau à l'eau est sensiblement égale à celle de la paroi des capillaires, beaucoup plus grande que celle des membranes cellulaires, un peu plus grande que celle des membranes de collodion.

5. Les facteurs de la perméabilité de la peau à l'eau sont complexes et ne sauraient être ramenés aux facteurs qui déterminent la perméabilité des membranes inertes ; c'est ce que montre bien la comparaison des coefficients de température

qui ont pour valeur 3 dans le premier cas et 1,5 dans le deuxième.

6. La perméabilité dépend essentiellement de l'état physiologique de la peau. En général, elle est augmentée par tous les facteurs qui altèrent le fonctionnement normal des cellules : anesthésiques, poisons, solutions de concentrations différentes de la concentration normale du sang en contact avec la face interne. Cependant elle est indépendante du système nerveux et de la circulation, puisqu'elle a la même valeur, que la peau soit en place ou isolée de l'organisme.

7. Dans l'eau, la teneur en eau est fixe. Sa régulation se fait par action directe des reins. L'eau se comporte comme une substance à seuil, toute quantité absorbée au-dessus de ce seuil est éliminée immédiatement. Le rein est capable d'éliminer une quantité d'eau bien supérieure à celle qu'il élimine normalement, propriété qui peut être rapprochée du fait que l'index rénal a une valeur élevée (SCHLIEPER).

8. La teneur en eau de la Grenouille et plus généralement des Batraciens est élevée ; ceci est dû au fait que le sang et les muscles sont plus hydratés que dans les autres Vertébrés, certains Poissons exceptés.

9. La teneur en eau est constante entre 10 et 25 degrés, température maximum supportée sans dommage par les animaux ; elle augmente en dessous de 10 degrés ; l'augmentation de la teneur en eau de l'organisme atteint 27 p. 100 à 0°,5.

10. Lorsque l'animal est en état de jeûne prolongé, sa teneur en eau augmente : après un jeûne de trois mois, correspondant à une perte de poids sec de 40 p. 100, l'augmentation de la quantité d'eau de l'organisme atteint 50 p. 100. Cette augmentation est due pour une certaine part à la disparition des graisses et pour une part plus importante à l'augmentation du rapport $\frac{\text{cholestérine}}{\text{acide gras}}$.

11. L'action du jeûne et celle de la température combinées permettent d'expliquer les variations saisonnières de la teneur en eau qui ont été constatées par différents auteurs.

II. *Cas de la Grenouille dans l'air (Rana esculenta).* —

1. Lorsque la Grenouille séjourne dans l'air, elle perd de l'eau par la peau et par les reins. La partie superficielle de la peau est constamment imbibée d'eau dont la liaison avec son support est très faible, de sorte que la peau ne pro-

tège absolument pas la Grenouille contre les pertes d'eau : l'évaporation se fait à sa surface avec la même intensité qu'à la surface d'une étendue d'eau libre, les mêmes facteurs agissant de la même façon dans les deux cas.

2. La perte d'eau par les reins s'annule au bout d'un certain temps : il existe un seuil d'élimination. La vitesse de perte d'eau par la peau influe sur la perte d'eau par les reins : il existe un mécanisme régulateur qui diminue cette dernière lorsque la première augmente et ce mécanisme agit à la fois sur la vitesse de perte et sur le seuil d'élimination.

3. Dans l'air, la Grenouille n'a pas de teneur en eau fixe, sauf dans le cas où l'air est saturé d'humidité. Cette teneur en eau correspond alors à des échanges nuls (équilibre statique), alors que la teneur en eau dans l'eau correspond à des échanges importants (équilibre dynamique). L'écart entre les deux teneurs est assez grand : il correspond à la température ordinaire à une différence de 19 p. 100 entre les quantités d'eau contenues dans l'organisme.

4. La marge de déshydratation ou quantité d'eau que l'animal peut perdre avant de mourir, qui caractérise par conséquent la résistance de la Grenouille à la dessiccation, et dont l'importance biologique est grande, dépend de la vitesse de la déshydratation : exprimée en p. 100 de la quantité d'eau normale de l'organisme, elle varie entre 25 p. 100 pour des vitesses faibles et 47 p. 100 pour des vitesses élevées. Elle est donc très importante.

5. Les différents organes se déshydratent à des taux et à des vitesses bien différentes. Deux organes essentiels, le cœur et le cerveau, gardent jusqu'au bout une teneur sensiblement constante. Le sang, la lymphe et les muscles sont les parties de l'organisme qui se déshydratent le plus. Les muscles constituent les organes de réserve ou volant d'eau de l'organisme.

III. *Cas de la Grenouille dans les solutions salines (R. esculenta et R. temporaria).* — 1. Lorsque les Grenouilles sont placées dans des solutions de RINGER, leur poids subit des variations qui peuvent s'expliquer par trois sortes de phénomènes : 1) des sels pénètrent dans son organisme à travers la peau ; ils peuvent passer en sens contraire des forces osmotiques. Cette propriété de la peau est vraisemblablement liée à l'existence d'une différence de potentiel entre ses deux faces (GIRARD) ; 2) le chlorure de sodium est retenu pendant un cer-

tain temps au niveau des tissus ; 3) l'urine reste toujours hypotonique vis-à-vis du sang.

2. Ces faits permettent de comprendre pourquoi la concentration du milieu interne est toujours supérieure à celle du milieu externe (DUVAL), au moins jusqu'à une certaine limite, qui correspond à une concentration du milieu externe égale à environ une fois et demi la concentration normale du milieu interne. Ils permettent aussi d'expliquer que l'animal ne puisse maintenir sa teneur en eau normale dans les solutions dont la concentration est supérieure à une valeur déterminée, voisine de la concentration normale du sang mais qui lui est inférieure : il y a nécessairement déshydratation partielle de l'animal par les reins.

3. Le problème de l'adaptation des Grenouilles à l'eau saumâtre qui est un problème naturel se rattache au cas qui vient d'être examiné, mais il intervient alors, outre des phénomènes osmotiques des phénomènes toxiques qui abaissent la limite de l'adaptation.

IV. Action de l'hypophyse et des extraits hypophysaires (*R. esculenta*, *R. temporaria*, *Bufo vulgaris* et *B. viridis*). —

1. L'économie de l'eau est sous la dépendance de l'hypophyse. Les expériences de lésions de la région tubéro-hypophysaire conduisent aux résultats suivants : ni l'ablation du lobe antérieur seul, ni les lésions du tuber seul n'ont d'action sur l'économie de l'eau ; l'ablation du lobe antérieur accompagnée de lésions importantes de lobe postérieur détermine une diminution des échanges et ne modifie pas la teneur en eau ; l'ablation complète de l'hypophyse amène une augmentation des échanges et dans certains cas une augmentation de la teneur en eau.

2. L'injection d'extrait posthypophysaire de Mammifères (pituilobine Byla) détermine des modifications des trois termes de l'économie qui peuvent s'expliquer par deux actions indépendantes, s'exerçant l'une sur les reins (arrêt de la sécrétion), l'autre sur les tissus (augmentation de l'affinité pour l'eau).

V. Etude comparée dans les différentes espèces. — L'économie de l'eau garde la même physionomie dans les différentes espèces de Batraciens, quel que soit leur mode de vie et quelle que soit leur place dans la classification,

autant que permet de l'affirmer une étude comparée faite sur 5 espèces. Cependant, il semble que le transit d'eau soit moins important chez les espèces aquatiques que chez les espèces terrestres et que la marge de déshydratation soit plus grande chez ces dernières que chez les premières.

VI. *Variations au cours du développement (R. viridis).* —

1. L'économie de l'eau subit des variations importantes au cours du développement. Chez le têtard, l'absorption par la peau est plus faible que chez la Grenouille adulte, il existe un transit d'eau important par la bouche et la teneur en eau est plus élevée.

2. Le passage des valeurs caractéristiques du têtard à celles qui sont caractéristiques de la Grenouille ne se fait pas de façon régulière : il y a à certaines périodes des changements brusques. A côté de la métamorphose morphologique, il existe une véritable métamorphose physiologique.

DEUXIÈME THÈSE.

Proposition donnée par la Faculté :

La reproduction chez les Cladocères.

Vu et approuvé :

Paris, le 11 Octobre 1937.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Ch. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

ROUSSY.

IMPRIMERIE M. DECLUME
LONS-LE-SAUNIER.

